Experimentelle und theoretische Untersuchungen zur Erregungsverarbeitung in der Retina

Dissertation

zur Erlangung des Grades
Doktor der Naturwissenschaften
am Fachbereich Biologie
der Johannes Gutenberg-Universität in Mainz

Walter-Christian Kindermann
geb. in Würzburg

1979

Mainz 1978

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41552618_0024

Experimentelle und theoretische Untersuchungen zur Erregungsverarbeitung in der Retina

Dissertation

zur Erlangung des Grades
Doktor der Naturwissenschaften
am Fachbereich Biologie
der Johannes Gutenberg-Universität in Mainz

Walter-Christian Kindermann
geb. in Würzburg

Mainz 1978

UNIV.
LEIDEN
BIBL.

1. Berichterstatter: Prof. Dr. C. von Campenhausen

2. Berichterstatter: Prof. Dr. W. von Seelen

Tag der mündlichen Prüfung: 22. Januar 1979

Herrn Prof.Dr.von Campenhausen möchte ich für die Überlassung des Themas und des Arbeitsplatzes danken, besonders aber für seine stete Bereitschaft zu gewinnbringender Diskussion und Anregung. Ebenso danke ich Herrn Prof.Dr.von Seelen für seine Unterstützung.

Frau Dzieniszewski danke ich für die Erledigung der Fotoarbeiten und Herrn Hoch für die sorgfältige Anfertigung der Zeichnungen.

Weiterhin danke ich Herrn Hoffmann, seinen Mitarbeitern und Herrn Krebs für die schnelle Ausführung handwerklicher Tätigkeiten.

Dank gebührt auch allen Versuchspersonen.

Inhaltsverzeichnis

1.	Einleitung	2
2.	Musterinduzierte Flimmerfarben bei selektiver Flimmerkompensation	8
2.1.	Methode	8
2.2.	Versuchsaufbau	12
2.3.	Nachweis der Kompensationsmöglichkeit des Flimmerreizes mit dem vorhandenen Versuchsaufbau	17
2.4.	Meßprozedur	21
2.5.	Meßergebnisse mit Diskussion	23
2.5.1.	Meßergebnisse	23
2.5.2.	Interpretation	28
2.5.3.	Zusammenfassung	36
3.	Farbmischversuche mit Musterinduzierten Flimmerfarben	39
3.1.	Methode	40
3.2.	Versuchsaufbau	42
3.3.	Meßprozedur	45
3.4.	Ergebnisse mit Diskussion	46
4.	Modellvorstellung	49
4.1.	Theorie des Modells	49
4.2.	Simulation des Modells	61
5.	Zusammenfassung	74
Literatur		76
Lebenslauf		80

1. Einleitung

Die Erregungsverarbeitung in der Retina ist seit Jahren Gegenstand der Forschung unter den verschiedensten Aspekten. Aufgrund elektronenmikroskopischer Aufnahmen ist die Morphologie der Retina sehr genau bekannt. In Abb.1 ist schematisch der Aufbau einer Retina dargestellt (Dowling und Werblin 1969). Die horizontale Verschaltung durch die Horizontalzellen und die Amacrinen ermöglicht eine Vorverarbeitung der visuellen Reize, wodurch unter anderem auch die Konvergenz der in das Gehirn führenden Kanäle möglich ist.

Die relativ geringe Anzahl unterschiedlicher "Bauelemente" der Retina fordert die Aufstellung eines kybernetischen Modells geradezu heraus. Es wurden schon viele kybernetische Modelle beschrieben (van de Grind 1973), die einzelnen Versuchsergebnissen Rechnung trugen, doch solange die Übertragungseigenschaften der einzelnen "Bauelemente" nicht bekannt sind, wird keine umfassende Beschreibung möglich sein.

Eine der vielen ungelösten Fragen betrifft die Verschaltung der verschiedenen Rezeptortypen für photopisches Sehen. In der Literatur werden drei verschiedene Rezeptortypen mit unterschiedlichen Absorptionsmaxima beschrieben, für deren Verschaltung untereinander es eine Vielzahl von Möglichkeiten gibt.

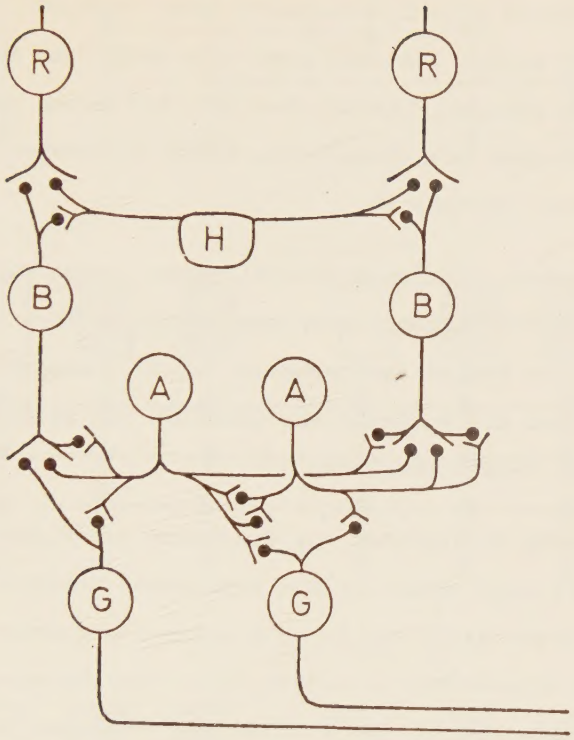


Abb.1: Schematischer Aufbau der Retina nach Dowling und Werblin (1969). R = Rezeptor; H = Horizontalzelle; B = Bipolarzelle; A = Amacrine; G = Ganglionzelle

Eine erste extreme Theorie (Abb.2a) besagt, daß nur Rezeptoren mit gleichem Absorptionsmaximum verbunden sind. Das andere Extrem würde bedeuten, daß alle Rezeptoren ohne Unterschied gleich verschaltet sind (Abb.2b). Zwischen diesen beiden Theorien sind alle möglichen Zwischenkonfigurationen denkbar (Abb.2c), bei denen jeder Übergang zwischen zwei Rezeptoren einen besonderen Übertragungsfaktor beinhaltet.

Zur Untersuchung solcher Fragestellungen eignen sich Musterinduzierte Flimmerfarben besonders, da ihre Entstehung in der Retina nachgewiesen ist (v. Campenhausen 1968a) und sie aufgrund von räumlich und zeitlich abgestimmten Reizen entstehen.

Das klassische Hilfsmittel zur Erzeugung von Musterinduzierten Flimmerfarben ist die Benhamsche Scheibe (Abb.3a). Dreht man diese Scheibe unter geeigneten Lichtverhältnissen mit 4 - 15 Hz gegen den Uhrzeigersinn, so erscheinen an den Stellen der schwarzen Ringsegmente farbige Ringe, deren Farbeindruck von außen nach innen rot, grün, hellblau und violett ist. Bei einer Drehrichtungsumkehr ist auch die Reihenfolge der Farben umgekehrt. Der Zeitverlauf der Lichtintensität I an verschiedenen Radien der Scheibe ist in Abb.3b gezeigt. Die Flächen zwischen den Ringen - mit einem als Programm I bezeichneten Reizverlauf - erscheinen unbunt. Die Programme II unterscheiden sich nicht in

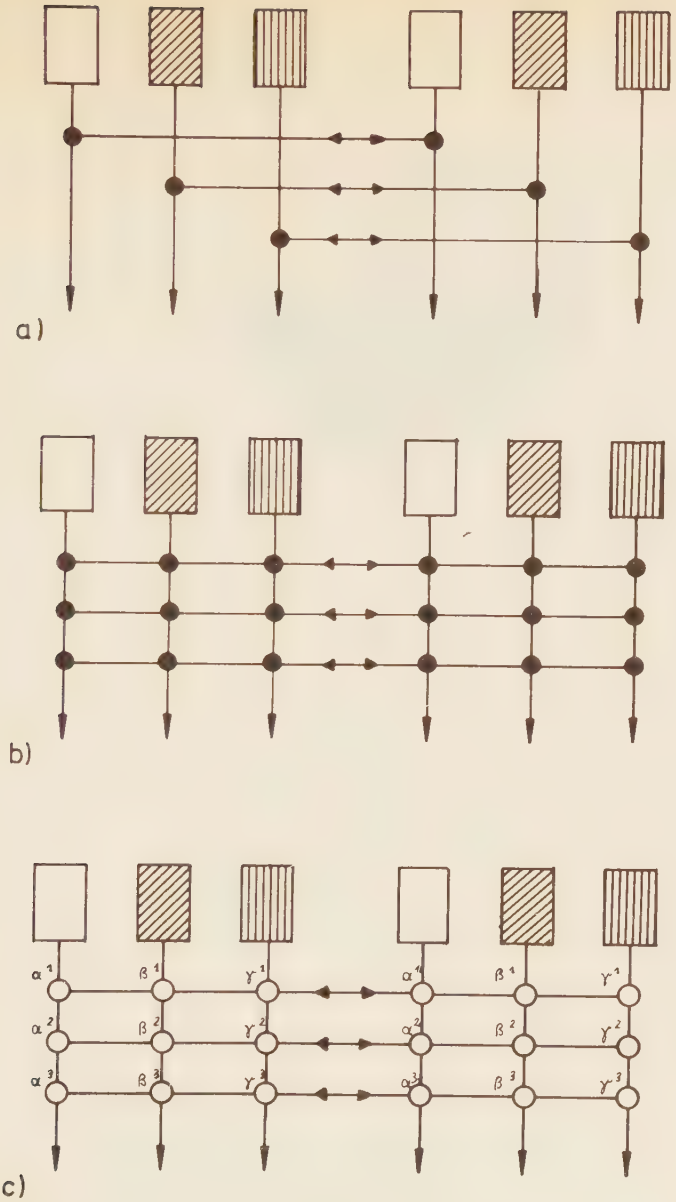
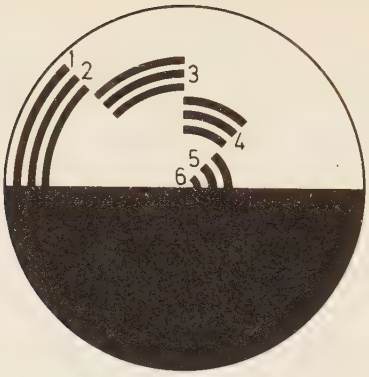
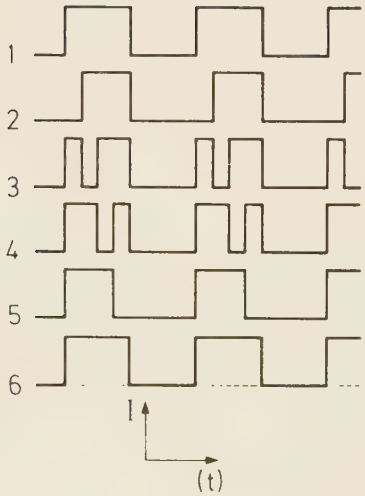


Abb.2: Möglichkeiten der Verschaltung verschiedenartiger Rezeptortypen in der Retina. α^1, α^2, α^3, β^1, β^2, β^3, γ^1, γ^2, γ^3= Koppelfaktoren



a)



b)

Abb.3: Benhamsche Scheibe (a) und zeitlicher Verlauf der Lichtreflexion an verschiedenen Radien bei Drehung gegen den Uhrzeigersinn (b)

der Zahl der reflektierten Quanten, sondern durch ihre Phasenlage gegenüber dem Programm I.

Für die Entstehung von Musterinduzierten Flimmerfarben ist es wichtig, an benachbarten Stellen der Retina Lichtreizprogramme I und II darzubieten. Zur Wahrnehmung der mit Hilfe der Benhamschen Scheibe erzeugten Musterinduzierten Flimmerfarben ist es nicht notwendig, die Rotation der Scheibe zu sehen; es genügt ein Fensterausschnitt, hinter dem ohne erkennbare Drehbewegung die Hell-Dunkel-Muster erscheinen (v. Campenhausen 1968b). Diese Tatsache ermöglicht sogar eine elektronische Erzeugung von Musterinduzierten Flimmerfarben ohne bewegte Teile (Festinger 1971).

In der vorliegenden Arbeit wurde mit Hilfe eines besonderen Verfahrens (Estévez und Spekreijse 1973) die Modulation durch die Lichtreizprogramme für einen Rezeptortyp kompensiert und die Mischbarkeit von Musterinduzierten Flimmerfarben mit echten Farben untersucht. Durch die Zusammenfassung der Ergebnisse mit anderen Befunden über Musterinduzierte Flimmerfarben entstand ein neues Modell über die Entstehung von Musterinduzierten Flimmerfarben. Dieses Modell wurde mit einem Digitalrechner simuliert. Erste Resultate davon zeigen eine gute Übereinstimmung mit experimentellen Ergebnissen.

2. Musterinduzierte Flimmerfarben bei selektiver Flimmerkompensation

2.1. Methode

Die grundlegende Idee zu diesem Teilaspekt der vorliegenden Arbeit war eine Untersuchung des Farbphänomens von Musterinduzierten Flimmerfarben unter Stilllegung eines Rezeptortyps. Estévez und Spekreijse (1973) beschreiben in ihrer Arbeit "A spectral compensation method for determining the flicker characteristics of the human color mechanisms" ein Verfahren zur Kompensation der Modulation einzelner Rezeptortypen bei Flimmerreizen.

Ausgehend von der Tatsache, daß jeder Rezeptortyp eine spektrale Empfindlichkeitskurve hat und nicht nur auf eine Anregungsfrequenz reagiert (Abb.4), ist es möglich, einen Rezeptor mit Frequenzen zu erregen, die nicht mit dem Absorptionsmaximum übereinstimmen. Da aber die Empfindlichkeit für eine solche Frequenz geringer ist als beim Absorptionsmaximum, ist eine größere Reizintensität nötig, um die gleiche Erregung des Rezeptors zu erhalten als bei einem Reiz mit der Frequenz des Absorptionsmaximums. Somit ist es immer möglich, einen Rezeptor mit zwei Frequenzen, die innerhalb seiner spektralen Empfindlichkeitskurve liegen, gleich stark zu erregen, wenn man nur die Reizintensi-

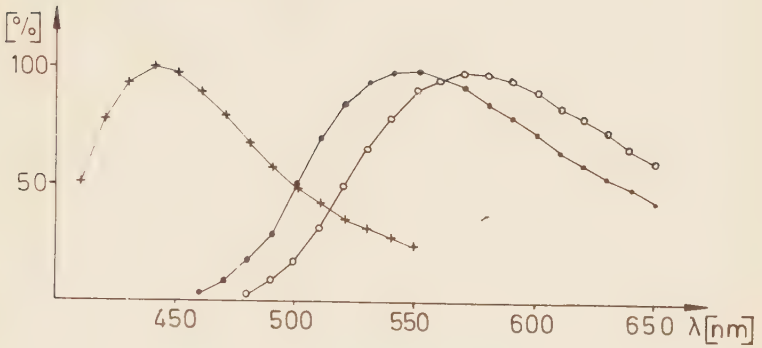


Abb.4: Relative spektrale Empfindlichkeiten der Rezeptortypen. Die Punkte wurden dem Nomogramm von Dartnall (Davson 1962) entnommen. Als Wellenlänge der maximalen Absorption wurden für den Blau-Rezeptor 440 nm, für den Grün-Rezeptor 545 nm und für den Rot-Rezeptor 565 nm angenommen

täten entsprechend abstimmt.

Estévez und Spekreijse nützten diesen Effekt aus, indem sie einer Versuchsperson abwechselnd zwei unterschiedliche Farbreize darboten, deren Intensität so gewählt war (Abb.5b), daß für einen Rezeptortyp die Erregung konstant blieb. Wie Abb.5a und Abb.5c zeigen, ist für die anderen beiden Rezeptortypen auf jeden Fall ein Wechsel der Erregung gegeben.

Dieses Verfahren läßt sich in abgewandelter Form auch bei Musterinduzierten Flimmerfarben anwenden, wenn man davon ausgeht, daß Musterinduzierte Flimmerfarben nur durch den Wechsel von Erregungen in der Retina erzeugt werden. Da Musterinduzierte Flimmerfarben schon bei geringen Kontrastverhältnissen zwischen den hellen und dunklen Stellen gesehen werden, kommt es primär auf die Modulation an, nicht so sehr aber auf den Modulationsgrad. Wenn man nun die schwarzen Anteile der Benhamschen Scheibe monochromatisch erhellt, kann bei geeigneter Wahl der Verhältnisse eine Situation entstehen, bei der ein Rezeptortyp durch die monochromatische Aufhellung genauso erregt wird wie durch die weißen Anteile. Für diesen Rezeptortyp wäre dann die Modulation kompensiert, während für die anderen Rezeptoren noch eine Modulation, wenn auch mit vermindertem Modulationsgrad, vorliegt. Ein Versuchsaufbau, mit dem eine solche Möglichkeit gegeben ist, wird im folgenden beschrieben.

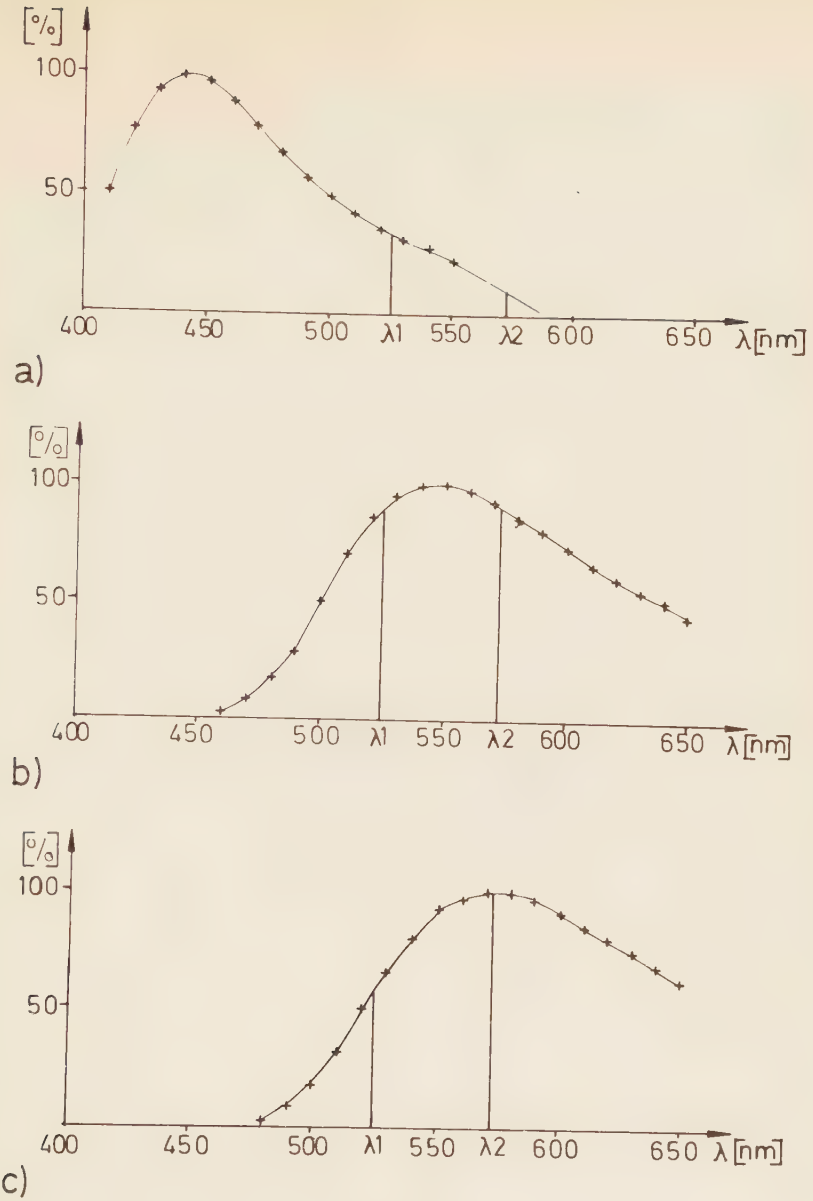


Abb.5: Unterschiedliche Wirkung zweier monochromatischer Lichtreize auf die verschiedenen Rezeptortypen.(Blau-Rezeptor (a); Grün-Rezeptor (b); Rot-Rezeptor (c))

2.2. Versuchsaufbau

Der Versuchsaufbau ist in Abb.6 skizziert. Die Versuchsperson VP, deren Kopf mit Hilfe einer Kinnstütze für alle Versuche an der gleichen Stelle gehalten wurde, schaute auf eine Kiste. Die Ansichtsseite der Kiste sowie alle im folgenden erwähnten weißen Flächen waren mit einer Spezialfarbe (Amphibolin-Weiß) gestrichen, so daß ihre Reflexionseigenschaften einem Lambert-Strahler nahekamen.

Aus der Ansichtsseite der Kiste wurden, wie Abb.7 zeigt, zwei Kreissektoren herausgenommen, die eine Durchsicht in das Innere der Kiste gestatteten. Die Innenwände der Kiste wurden schwarz gestrichen, um vagabundierendes Streulicht zu vermeiden. Nur eine kleine Fläche an der Rückwand, die von der Versuchsperson eingesehen werden konnte, war weiß. Diese weiße Fläche konnte über einen von der Versuchsperson regelbaren Projektor gleichmäßig monochromatisch beleuchtet werden. Durch Umstecken eines Filters war es möglich, die Farbe der Hintergrundsfläche zu variieren. Dazu standen neun verschiedene Filter zwischen 450 nm und 655 nm zur Verfügung.

Die Vorderseite der Kiste wurde von zwei Lampen angestrahlt, die so befestigt waren, daß zwar die Ansichtsseite gleichmäßig beleuchtet wurde, die Strahlen aber, die durch die Kreissektoren in das Innere der Kiste

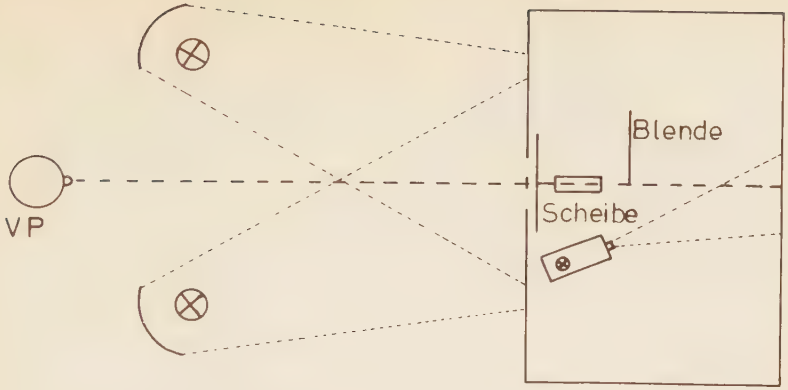


Abb.6: Versuchsaufbau für die Kompensationsversuche. VP = Versuchsperson; ----- = optische Achse

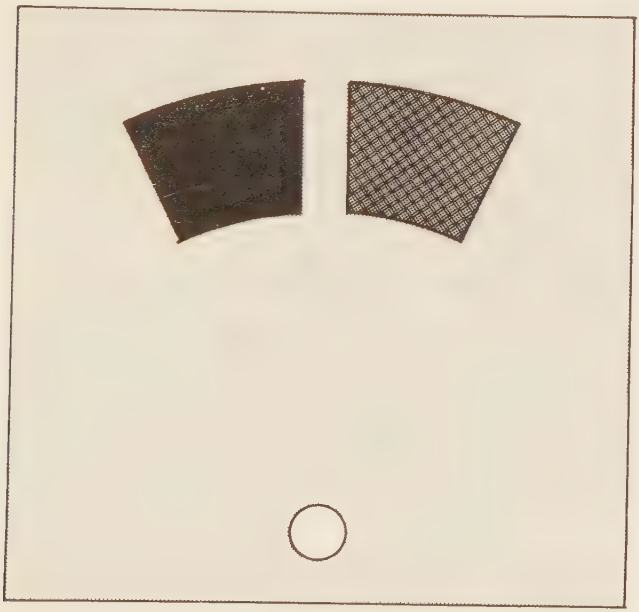


Abb.7: Versuchsaufbau aus der Sicht der Versuchsperson. Das Umfeld ist weiß; der Hintergrund des linken Meßfeldes ist schwarz, der des rechten monochromatisch beleuchtbar. In dem Kreis liegt die Drehachse der Scheibe

gingen, nicht auf den Teil der Rückwand fielen, den die Versuchsperson sehen konnte.

Direkt hinter den Kreisausschnitten rotierte eine Scheibe, deren jeweiliges Aussehen bei den verschiedenen Versuchen im folgenden beschrieben wird.

Im Inneren der Kiste befand sich eine schwarze Blende, die verhinderte, daß die Versuchsperson durch den linken Kreissektor auf den monochromatisch beleuchtbaren Hintergrund blicken konnte.

Folgende Parameter wurden bei allen Versuchen konstant gehalten:

Abstand VP zu Vorderfläche der Kiste: 140 cm
Abstand Vorderfläche zu Hintergrund: 96 cm
Größe der Kreisausschnitte: 4 cm x 4 cm $\triangleq$ $1{,}6^{\circ}$ x $1{,}6^{\circ}$
Abstand zwischen den Kreisausschnitten: 1,5 cm $\triangleq$ $0{,}61^{\circ}$

Die Scheiben, die bei den Versuchen zur Anwendung kamen, sind in Abb.8 gezeigt. Alle Scheiben sind Abwandlungen der Benhamschen Scheibe, die schon vorher beschrieben wurde. Abb.8a zeigt die in den meisten Versuchen verwendete Scheibe. Die Stellen, die bei einer normalen Benhamschen Scheibe (siehe Abb.3a) schwarz sind, wurden bei dieser Scheibe herausgefräst. Im Unterschied zu Scheibe a sind bei den Scheiben b und c nur die schwarzen Teile, die den Programmen II bzw. I entsprechen, herausgenommen.

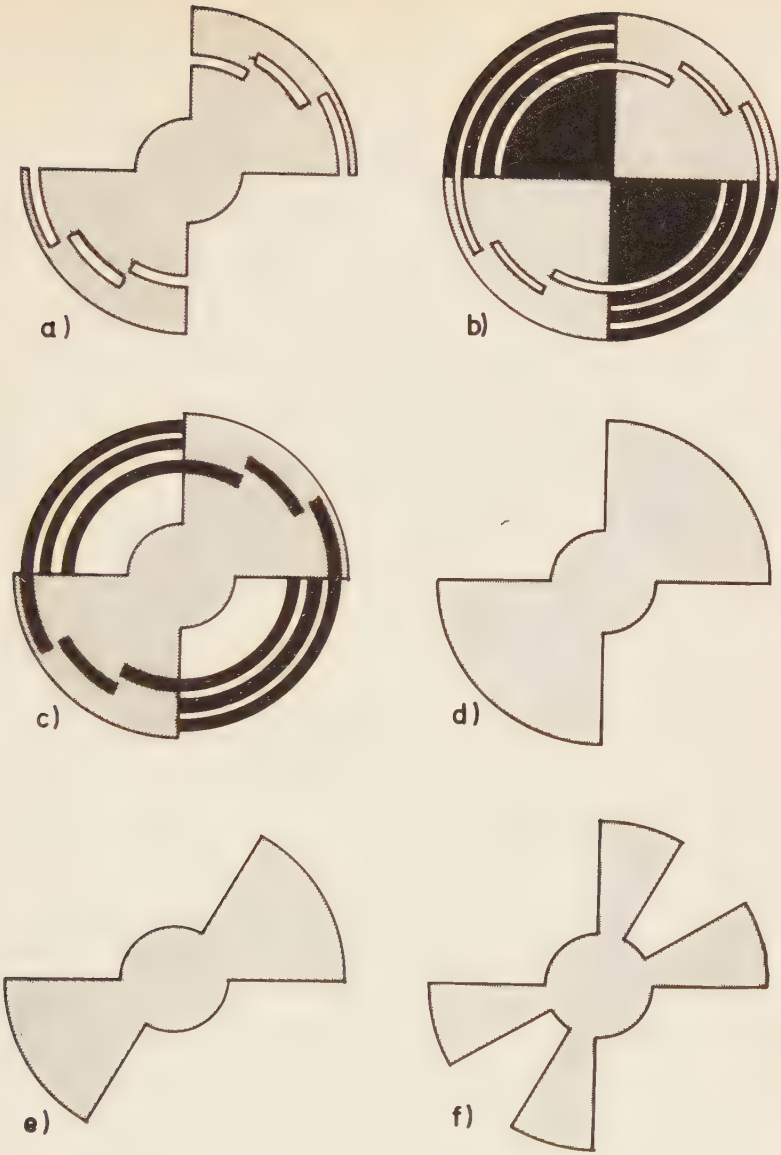


Abb.8: Modifizierte Benhamsche Scheiben. (Gepunktete Flächen sind weiß)

Neben Scheibe a kam in der Hauptversuchsreihe auch Scheibe d als Normscheibe zur Anwendung. Sie hat ein Hell-Dunkel-Verhältnis, wie es dem Programm I einer Benhamschen Scheibe entspricht. Für Kontroll- und Normierungszwecke dienten auch die Scheiben e und f, deren Muster den Programmen II für Rot und Blau bzw. Grün entspricht.

Der Versuchsaufbau war so konzipiert, daß die Scheiben schnell ausgewechselt werden konnten. Aufgrund dessen konnten während einer Versuchssitzung verschiedene Scheiben präsentiert werden.

2.3. Nachweis der Kompensationsmöglichkeit des Flimmerreizes mit dem vorhandenen Versuchsaufbau

Ein Maß für die wahrgenommene Helligkeit, die der Erregung der Rezeptoren im Auge entspricht, ist die Leuchtdichte, die jedoch nicht mit den im Versuchsaufbau verwendeten Mitteln gemessen werden kann. Es wurde ein Beleuchtungsstärkemesser (Luxmeter) verwendet. Da während der Versuche immer konstante Bedingungen (Abstand, Winkel zur Sehfläche, usw.) eingehalten wurden, gilt zwischen der Leuchtdichte L und der Beleuchtungsstärke E die proportionale Beziehung:

$$L = E \cdot \text{const.} \qquad (1)$$

Als Maß für die Erregung E_r kann somit im folgenden die Beleuchtungsstärke E genommen werden.

Mathematisch wird die Beleuchtungsstärke gewonnen, indem man den Strahlungsfluß Φ_e bei jeder Wellenlänge λ mit dem spektralen Hellempfindlichkeitsgrad $V(\lambda)$ multipliziert und über den gesamten sichtbaren Bereich integriert.

$$E = \frac{k_m \cdot \int \Phi_{e\lambda} \cdot V(\lambda) \cdot d\lambda}{A} \qquad (2)$$

k_m und A sind hier Konstanten.

$V(\lambda)$ ist eine empirisch genau bestimmte Kurve, deren

Werte in der DIN 5031 Blatt 3 international festgelegt sind. Aufbauend auf der Annahme, daß sich $V(\lambda)$ aus den von mir als $R(\lambda)$, $G(\lambda)$ und $B(\lambda)$ bezeichneten spektralen Empfindlichkeitsgraden der drei Rezeptortypen zusammensetzt, muß die Beziehung gelten:

$$V(\lambda) = R(\lambda) + G(\lambda) + B(\lambda) \qquad (3)$$

Über den Verlauf der einzelnen Kurven $R(\lambda)$, $G(\lambda)$ und $B(\lambda)$ sind bisher keine genauen Angaben zu finden.

Neben der in Gleichung 3 dargestellten Beziehung ist ebenso die Annahme möglich, daß sich die Erregung im Auge aus den Erregungen der einzelnen Rezeptortypen zusammensetzt:

$$E_{rV(\lambda)} = E_{rR(\lambda)} + E_{rG(\lambda)} + E_{rB(\lambda)} \qquad (4)$$

Aus Gleichung 4 ergibt sich zum einen, daß für jede Wellenlänge λ die Beziehungen:

$$E_{rV(\lambda)} \geq \begin{cases} E_{rR(\lambda)} \\ E_{rG(\lambda)} \\ E_{rB(\lambda)} \end{cases} \qquad (5)$$

gelten müssen, wobei nur an den Rändern der spektralen Hellempfindlichkeitskurve Gleichheit auftreten kann, da dort jeweils die anderen beiden Rezeptortypen keinen Beitrag zur Erregung leisten.

Zum anderen läßt sich aus Gleichung 4 schließen, daß

bei jeder Wellenlänge mindestens ein Rezeptortyp mehr als ein Drittel zur Erregung beitragen muß:

$$E_{rR(\lambda)} \vee E_{rG(\lambda)} \vee E_{rB(\lambda)} \geq \frac{1}{3} \cdot E_{rV(\lambda)} \qquad (6)$$

Aufgrund der bisherigen Überlegungen kann man mit Hilfe eines Zahlenbeispieles aus den Versuchen die Behauptung, daß mindestens eine Modulationskompensation stattgefunden hat, veranschaulichen.

Zur Messung der Beleuchtungsstärke des Vorder- und Hintergrundes wurde ein Luxmeter verwendet, das durch spezielle Filter einen dem menschlichen Auge entsprechenden Hellempfindlichkeitsgrad hat.

Aufgrund von Bedingung 6 würde bei einem monochromatisch beleuchteten Hintergrund, der eine Beleuchtungsstärke von 600 Lux aufweist, mindestens ein Rezeptortyp mehr als ein Drittel zur Gesamterregung, die 600 Lux entspricht, beitragen. Man kann sagen, seine Erregung ist größer als ein nur diesen Rezeptortyp betreffender Reiz von 200 Lux.

Unter der Bedingung 5 würde dieser Rezeptortyp bei einem gleichzeitig beleuchteten weißen Vordergrund, dessen Beleuchtungsstärke 200 Lux beträgt, auf jeden Fall weniger erregt als es einem Reiz von 200 Lux entspricht.

Dieser Rezeptortyp wird somit an den Stellen der Scheibe,

die herausgefräst sind (hier ist der Hintergrund sichtbar), mehr erregt als an den weißen Stellen (hier ist der Vordergrund sichtbar) und ist damit im Gegentakt zu den anderen Rezeptoren moduliert.

Da mit dem Versuchsaufbau die Möglichkeit besteht, die Intensität der Beleuchtungsstärken kontinuierlich zu regeln, muß bei einer Variation dieser Intensitäten vom Minimal- zum Maximalwert der Punkt der Modulationskompensation für einen Rezeptortyp überschritten werden. Dieser Punkt kann vom Versuchsleiter nicht vor dem Versuch eingestellt werden, da der Wert nicht bekannt ist. Es ist jedoch anzunehmen, daß die Versuchsperson bei Durchlaufen dieser Stelle eine signifikante Änderung des Farbeindrucks bemerken wird.

2.4. Meßprozedur

Bei der Suche nach einer geeigneten Meßprozedur wurde in einer Vorversuchsreihe den Versuchspersonen jegliche Freiheit bei der Variation der Helligkeit des Hintergrundlichtes gelassen. Sie wurden angehalten, auf signifikante Änderungen des Farbeindrucks der Musterinduzierten Flimmerfarben zu achten. Dabei kristallisierte sich heraus, daß die Versuchspersonen nur eine einzige Schwelle fanden.

Aus diesen Vorversuchen wurde die im folgenden beschriebene Meßprozedur entwickelt und in dieser Weise bei den ersten Versuchsreihen durchgeführt. Sofern bei weiteren Versuchsreihen abweichende Vorgehensweisen praktiziert wurden, werden diese an den entsprechenden Stellen erklärt.

Zu Beginn einer jeden Meßsitzung adaptierte sich die Versuchsperson einige Minuten an die Lichtverhältnisse im Versuchsraum.

Die Scheibe (siehe Abb.8a) drehte sich im Uhrzeigersinn mit 7 Hz, so daß der äußerste Ring rot erschien, der mittlere grün und der innere blau. Vor jeder Messung gab der Versuchsleiter an, auf welchen Ring die Versuchsperson achten sollte.

Der monochromatisch beleuchtbare Hintergrund war vor jeder Meßeinstellung dunkel, so daß der Farbeindruck

in den beiden Vergleichsfeldern identisch war.

Die Versuchsperson hatte nun die Aufgabe, die Hintergrundshelligkeit so einzustellen, daß sie gerade einen Unterschied zwischen den Farbeindrücken des angegebenen Ringes in den beiden Vergleichsfeldern bemerken konnte. Die Versuchsperson konnte beliebig lange die Felder vergleichen und auch die Vorgehensweise, die sie zur Schwellenbestimmung benützte, selbst wählen.

Zu jeder Versuchssitzung gehörte eine Normmessung, die mit der Scheibe in Abb.8d durchgeführt wurde. Da diese Scheibe keine herausgefrästen Ringsegmente hatte und somit keinen Farbeindruck hervorrufen konnte, war sie zur Bestimmung der Farberkennungsschwelle des Hintergrundes geeignet.

Jede Meßsitzung bestand aus 20 Meßeinstellungen, wobei je fünf Einstellungen für jeden der drei Farbringe und fünf Normmessungen vorgenommen wurden. Die Reihenfolge der Meßeinstellungen erfolgte nach einem Zufallsmuster.

Eine Versuchsreihe umfaßte je drei Meßsitzungen für jede der neun Hintergrundsfarben. Dadurch wurde jeder Meßpunkt mit 15 Einstellungen belegt.

Die beschriebene Versuchsreihe wurde von vier Versuchspersonen durchgeführt, die nach dem Ishihara-Test als normal farbensehend galten.

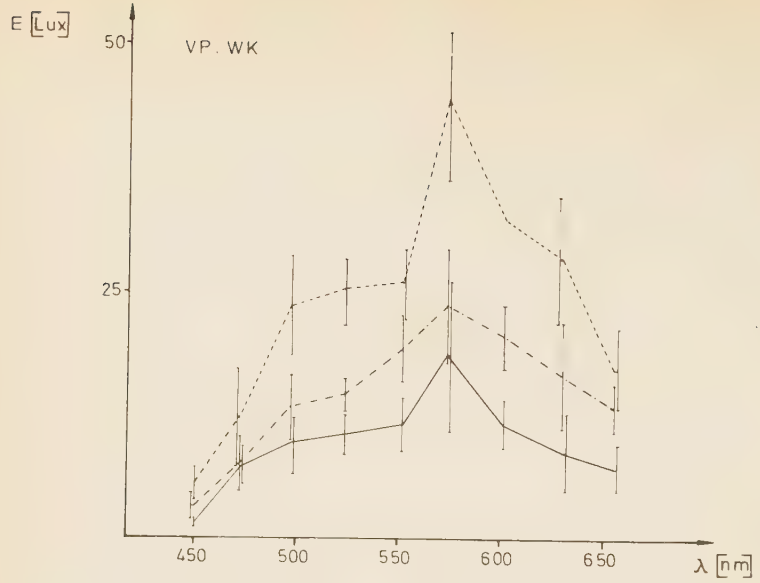
2.5. Meßergebnisse mit Diskussion

2.5.1. Meßergebnisse

Die Kurven, die aufgrund der Messungen von vier Versuchspersonen mit obiger Meßprozedur entstanden, sind in den Abb.9 - Abb.12 gezeigt. Die Kurven in den jeweiligen oberen Abbildungen stellen die von den Versuchspersonen eingestellten Schwellen für das Rot-, Grün- und Blau-Programm mit Standardabweichungen dar.

Auffällig sind der Verlauf der Kurven und die relativ großen Standardabweichungen. Die großen Standardabweichungen resultieren aus der Schwierigkeit der Messung, die selbst bei höchster Konzentration der Versuchspersonen keine genaueren Einstellungen zuließ. Bemerkenswert ist ferner, daß bei allen Versuchspersonen die Schwelle für das Grün-Programm am höchsten ist, während es individuelle Unterschiede gibt, ob die Schwelle für das Rot- oder das Blau-Programm am niedrigsten liegt.

Bei der Betrachtung der unteren Kurven - den Normmessungen - ist ein ähnlicher Verlauf wie bei den Schwellenkurven der Flimmerprogramme festzustellen. Diese Kurven zeigen nichts anderes als die Schwelle der Farberkennung bei besonderen Versuchsbedingungen, wie Adaptationsniveau, Darbietungsfrequenz und Darbietungsdauer.



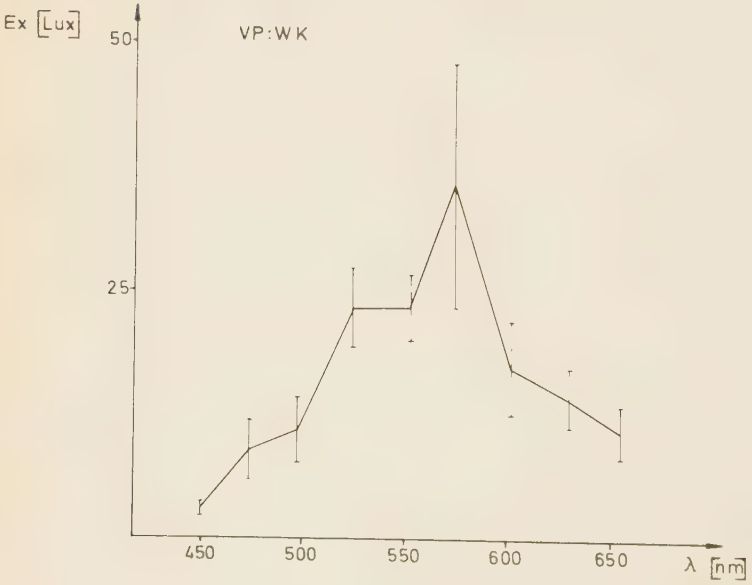
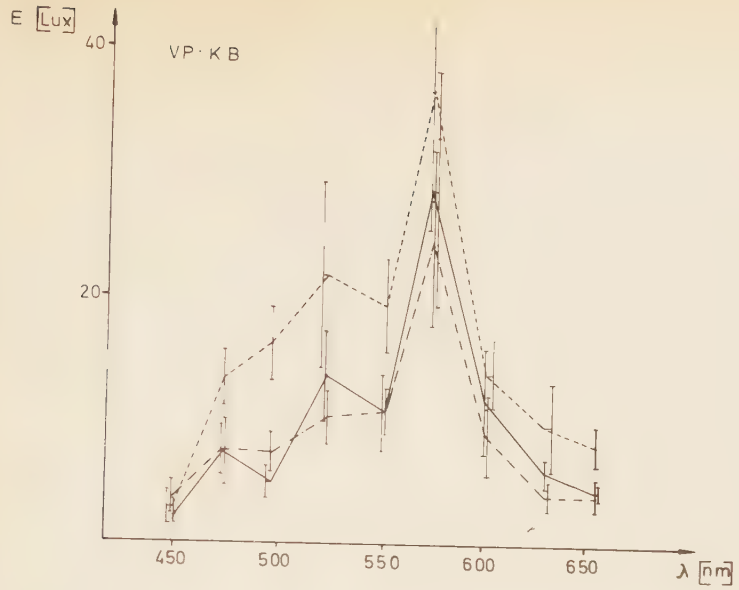


Abb.9: oben: Schwellen, bei denen gerade ein Unterschied zwischen den Farbeindrücken in den Vergleichsfeldern gesehen werden konnte. ----- Grün; -•-•- Blau; ——— Rot
unten: Schwellen bei gleicher Anordnung ohne Musterinduzierte Flimmerfarben



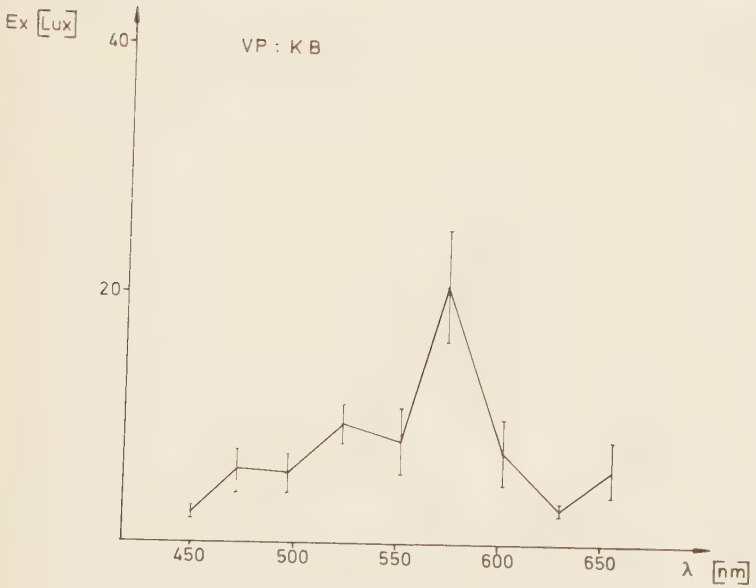


Abb.10: oben: Schwellen, bei denen gerade ein Unterschied zwischen den Farbeindrücken in den Vergleichsfeldern gesehen werden konnte.
----- Grün; -•-•- Blau; ——— Rot
unten: Schwellen bei gleicher Anordnung ohne Musterinduzierte Flimmerfarben

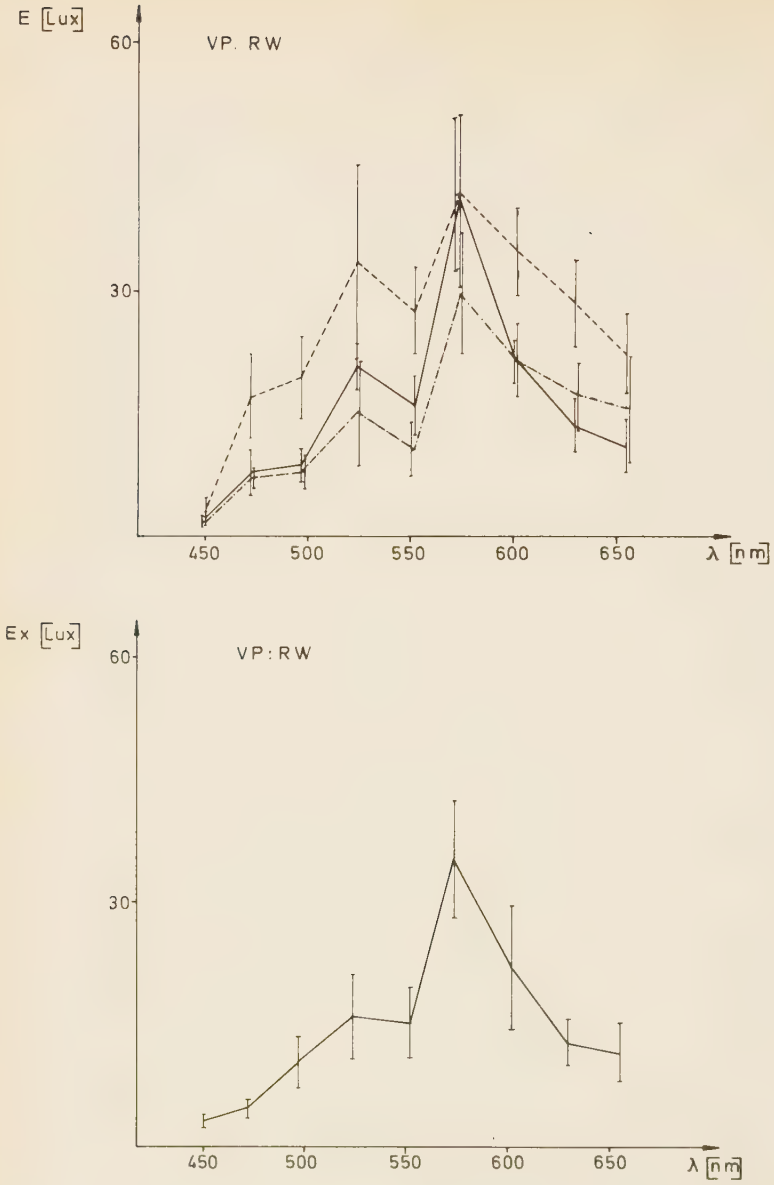
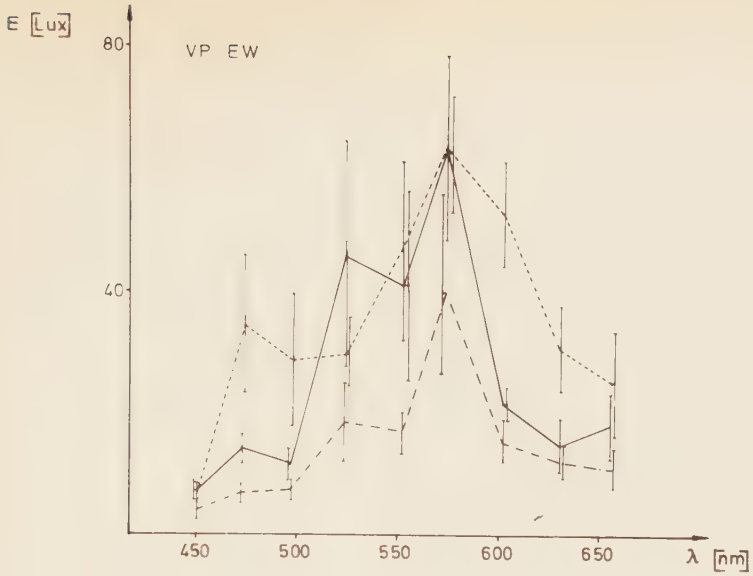


Abb.11: oben: Schwellen, bei denen gerade ein Unterschied zwischen den Farbeindrücken in den Vergleichsfeldern gesehen werden konnte. ----- Grün; -•-•- Blau; ——— Rot
unten: Schwellen bei gleicher Anordnung ohne Musterinduzierte Flimmerfarben



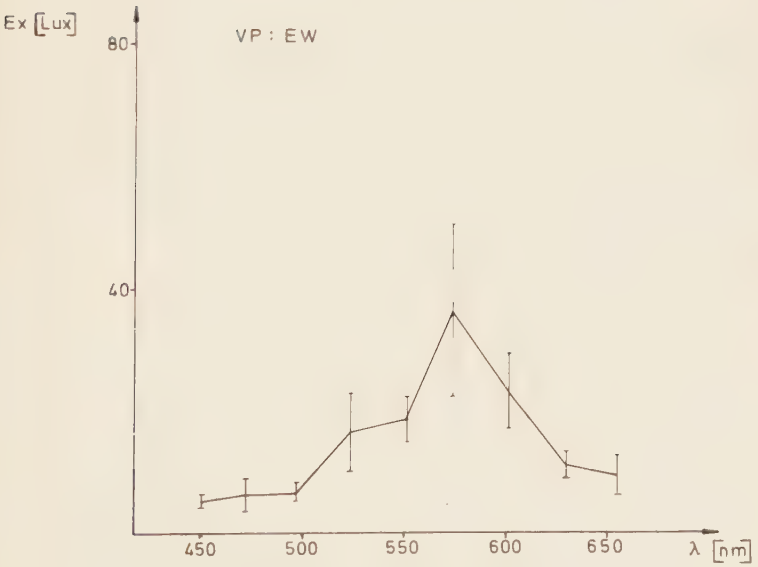


Abb.12: oben: Schwellen, bei denen gerade ein Unterschied zwischen den Farbeindrücken in den Vergleichsfeldern gesehen werden konnte.
----- Grün; -·-·- Blau; ——— Rot
unten: Schwellen bei gleicher Anordnung ohne Musterinduzierte Flimmerfarben

2.5.2. Interpretation

Ex definitione ist die Schwellenkurve der Farberkennung in einem Koordinatensystem, in dem die Beleuchtungsstärke über der Frequenz aufgetragen ist, eine Gerade parallel zur Abszisse. Da wir dieses Resultat durch die Messungen nicht erhielten, müssen Ungenauigkeiten im Meßgerät und im Aufbau sein, die jedoch für eine Bewertung der Meßkurven zu eliminieren sind. Dies läßt sich durch eine Normierung bewerkstelligen.

Die Ergebnisse der Normierung zeigen die Abb.13 - Abb.16. Der nahezu parallele Verlauf der Kurven zur Abszisse führt zu dem Schluß, daß es sich bei diesen, wie bei der Normmessungskurve, nur um die spektralen Farberkennungsschwellen handelt. Die unterschiedliche Schwellenhöhe für das Grün-Programm einerseits und die Rot- und Blau-Programme andererseits stört jedoch bei dieser Interpretation.

Aus Abb.8 ist klar ersichtlich, daß an den Stellen, die die Programme II induzieren, mehr von den Scheiben herausgefräst wurde als an den die Programme I hervorrufenden Stellen. Dadurch ist an diesen Stellen bei einem Umlauf der Hintergrund längere Zeit zu sehen, so daß mehr Quanten des monochromatischen Hintergrundes in das Auge der Versuchsperson fallen können. Es ist somit zu erwarten, daß die Schwelle zur Erkennung des

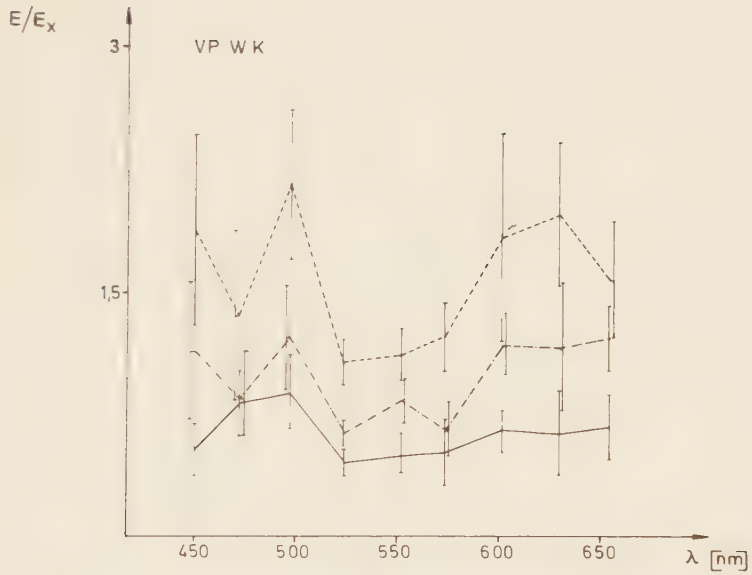


Abb.13: Ergebnisse der Normierung der Schwellenkurven für die Farbringe bezogen auf die Schwellen ohne Musterinduzierte Flimmerfarben.
----- Grün; -•-•- Blau; ——— Rot

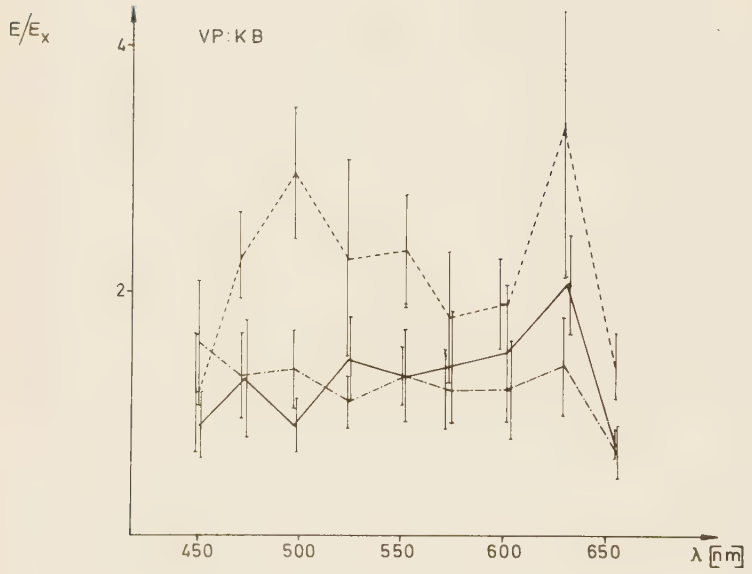


Abb.14: Ergebnisse der Normierung der Schwellenkurven für die Farbringe bezogen auf die Schwellen ohne Musterinduzierte Flimmerfarben.
----- Grün; -•-•- Blau; ——— Rot

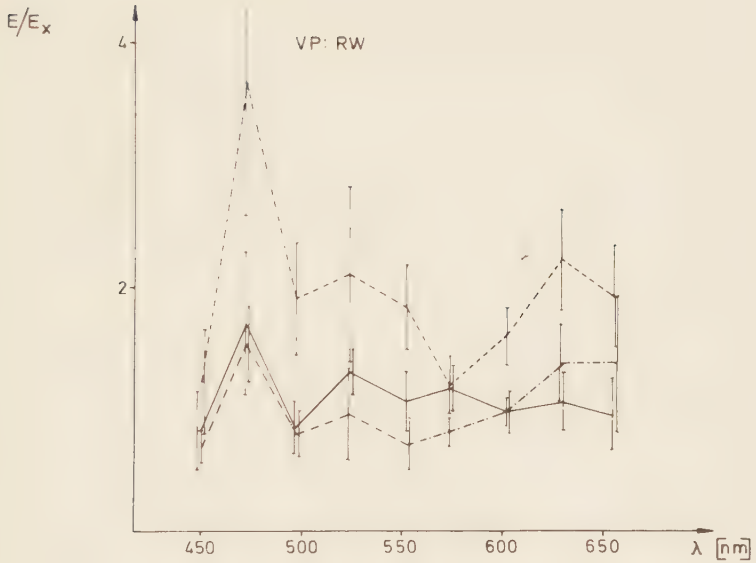


Abb.15: Ergebnisse der Normierung der Schwellenkurven für die Farbringe bezogen auf die Schwellen ohne Musterinduzierte Flimmerfarben.
----- Grün; -·-·- Blau; ——— Rot

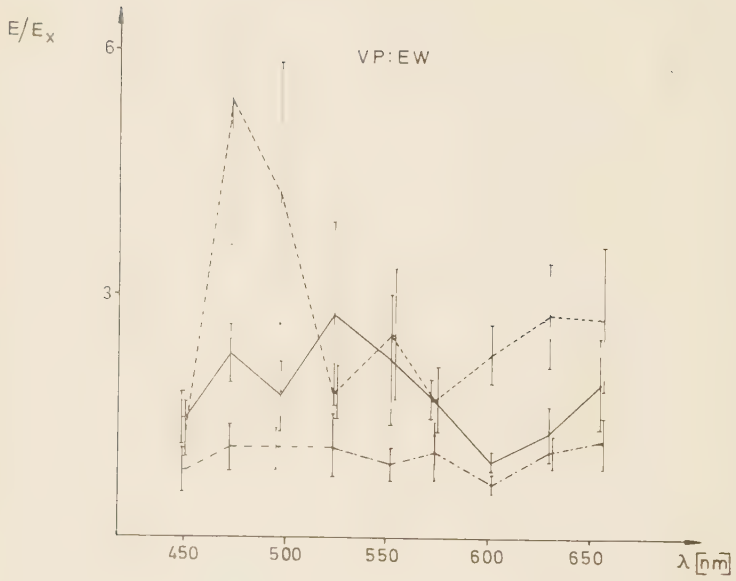


Abb.16: Ergebnisse der Normierung der Schwellenkurven für die Farbringe bezogen auf die Schwellen ohne Musterinduzierte Flimmerfarben.
----- Grün; -•-•- Blau; ——— Rot

farbigen Hintergrundes an den Orten des Programmes II niedriger ist. Dies trifft auch für die Programme Rot und Blau zu, während Grün deutlich darüber liegt, obwohl die gleiche Quantenzahl wie bei den anderen Programmen gesehen werden kann.

Ein Experiment bestätigte diesen Befund. Bei diesem Versuch wurden die Scheiben e und f der Abb.8 gegenüber der Scheibe d getestet. Scheibe e entspricht dem Programm II für Rot und Blau, während Scheibe f dem Programm II für Grün entspricht. Bei diesen Scheiben konnte kein Farbeindruck die Erkennung des Hintergrundes verfälschen.

Aus diesem Versuch ergab sich, daß die Erkennungsschwellen des farbigen Hintergrundes für die Scheibe f ungefähr gleich den Schwellen der Scheibe d waren und deutlich höher als bei der Scheibe e lagen. Die Erklärung für dieses Verhalten ist in den Tiefpaßeigenschaften des Auges zu suchen.

Berücksichtigt man diese Ergebnisse, so fallen alle Kurven aufeinander (Abb.17) und bestätigen die erste Interpretation, wonach es sich dabei um die spektralen Farberkennungsschwellen handelt.

Weitere Versuche mit den Scheiben b und c, bei denen entweder die schwarzen Anteile der Programme II (Abb.8b) oder I (Abb.8c) herausgefräst waren, stützten zwar die obigen Ergebnisse (Abb.18), brachten aber keine neuen Erkenntnisse.

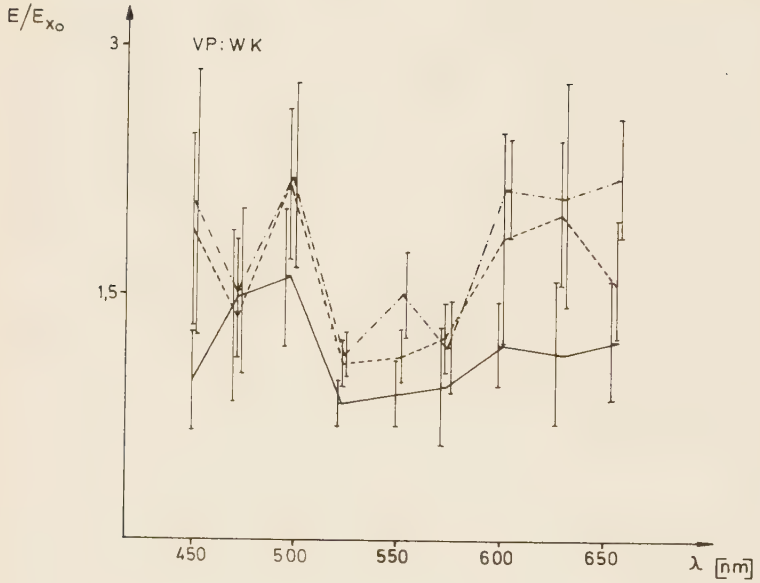


Abb.17: Ergebnisse der Normierung der Schwellenkurven für die Farbringe bezogen auf die Schwellen ohne Musterinduzierte Flimmerfarben mit Berücksichtigung der Gewichtung der Programme durch die Tiefpaßeigenschaften des Auges.
----- Grün; -·-·- Blau; ——— Rot

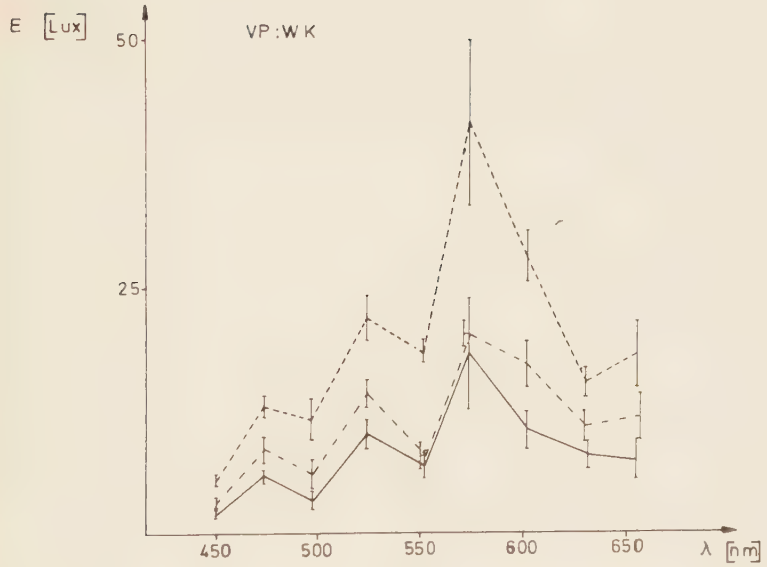


Abb.18: Schwellen, bei denen gerade ein Unterschied zwischen den Farbeindrücken in den Vergleichsfeldern gesehen werden konnte. Monochromatischer Hintergrund war nur an den Orten des Programmes II sichtbar.
----- Grün; -•-•- Blau; ——— Rot

2.5.3. Zusammenfassung

Zusammenfassend kann zu der genannten Versuchsreihe gesagt werden, daß die gefundenen Schwellenkurven die Schwellen für die Erkennung von Farbreizen bei einem gewissen Adaptationsniveau und der speziellen Reizsituation darstellen. Da die gefundenen Schwellen bei einem sehr geringen Niveau liegen, läßt sich sofort sagen, daß sie nicht den Bereich der Flimmerkompensation tangieren, sondern daß ein bis zwei Größenordnungen dazwischen liegen.

Es lassen sich jedoch aus den Versuchen weitere wichtige Schlußfolgerungen ziehen:

- da bei der Kompensation des Flimmerreizes für einen Rezeptortyp keine signifikante Änderung des Farbeindrucks der Musterinduzierten Flimmerfarben eintritt, können die einzelnen Rezeptortypen nicht mit ihrer Farbspezifität an der Entstehung des Farbreizes bei Musterinduzierten Flimmerfarben beteiligt sein. Der Farbeindruck muß daher in einer weiter hinten gelagerten Ebene durch laterale Verrechnung entstehen. Durch die Kompensationsversuche konnte gezeigt werden, daß der Ort der Farbinduktion nicht in der Rezeptorebene zu suchen ist, sondern in der nachfolgenden Verschaltung der Farbkanäle lokalisiert werden muß, weil sogar die Umkehrung der Modulation eines Rezeptortyps ohne Umschlag des Farbeindrucks verkraftet wird.

Weiterhin läßt sich aufgrund der vorangegangenen Überlegungen mit Sicherheit ausschließen, daß die laterale Verschaltung in der Retina der Theorie in Abb.2a entspricht. Nach dieser Theorie sind nur gleichartige Rezeptoren miteinander verschaltet, so daß eine Lokalisation des farbinduzierenden Ortes nur in der Rezeptorebene möglich ist.

Für diesen Schluß spricht eine weitere Überlegung. Man stelle sich vor, daß die Trennungslinie zwischen Programm I und Programm II einer Musterinduzierten Flimmerfarbe gerade zwischen den zwei Dreiergruppen von Rezeptoren in Abb.2 hindurchläuft und betrachte die Ausgänge der von Programm II erregten Rezeptoren.

Im Falle der Theorie 1 (Abb.2a) würde am Ausgang der Verrechnungseinheit bei Kompensation der Modulation am Ort des Programmes II das gleiche Ergebnis wie bei Kompensation der Modulation am Ort des Programmes I herauskommen.

Durch die vielfältigen Verkoppelungen in den Theorien 2 und 3 müßte eine unterschiedliche Erregung am Ausgang auftreten, wenn man das eine Mal Programm II, das andere Mal Programm I kompensiert. Im zweiten Fall würden die nicht kompensierten lateralen Rezeptoren zusätzlich einen Beitrag zur Erregung des Ausganges liefern.

Versuche mit den Scheiben b und c der Abb.8, bei denen gezielt die Modulation der Programme I oder II kompensiert werden konnte, brachten den nach den obigen Überlegungen erwarteten Unterschied der Farbeindrücke, je nachdem, ob Programm I oder Programm II kompensiert wurde. Auch diese Ergebnisse stützten die Überlegungen, die zum Ausschluß der Theorie 1 führten.

3. Farbmischversuche mit Musterinduzierten Flimmerfarben

Bei Abwandlungen der in Teil 2 behandelten Kompensationsversuche wurde als Phänomen die Mischbarkeit von Musterinduzierten Flimmerfarben mit normalen Farben entdeckt. Dabei wurde der gleiche Versuchsaufbau verwendet, mit dem einen Unterschied, daß der regelbare Projektor nicht den Hintergrund monochromatisch erhellte, sondern daß er vor der Versuchsperson aufgebaut war und das rechte Vergleichsfeld monochromatisch ausleuchtete. In diesem Fall wurden also die weißen Teile der Scheibe nicht nur von dem weißen Vordergrundlicht erhellt, sondern zusätzlich noch von dem monochromatischen Licht angestrahlt. Überraschenderweise veränderte sich daraufhin der Farbeindruck der Musterinduzierten Flimmerfarben kontinuierlich mit der Beigabe des monochromatischen Lichtes. Zur Vermessung dieses Effektes wurde der Versuchsaufbau abgewandelt.

3.1. Methode

Zur Vermessung von Farbanomalien verwendet man oft das Anomaloskop nach Nagel. Bei diesem Gerät wird der Effekt der gleichen Empfindung metamerer Lichter ausgenützt, d.h., daß Lichter verschiedener spektraler Zusammensetzung einen gleichen Farbeindruck hervorrufen können.

Mit dem Anomaloskop wird jedes Auge einzeln vermessen. Der Betrachter blickt durch ein Okular auf eine kreisförmige Meßfläche aus Mattglas (Abb.19), die senkrecht halbiert ist. Die linke Hälfte wird mit monochromatischem gelben Licht (584nm) beleuchtet, dessen Helligkeit durch einen Knopf regelbar ist, während die andere Hälfte von einem Mischlicht erhellt wird. Dieses Mischlicht resultiert aus zwei weiteren monochromatischen Lichtern, einem roten (641nm) und einem grünen (556nm), deren Anteile am Mischlicht durch einen zweiten Knopf regelbar sind. Der Betrachter verstellt nun mit den beiden Knöpfen die Farbe des einen Feldes und die Helligkeit des anderen so lange, bis beide Felder in Farbeindruck und Helligkeit gleich erscheinen. An den Knöpfen sind Skalen aufgetragen, an denen man die Einstellungswerte ablesen kann.

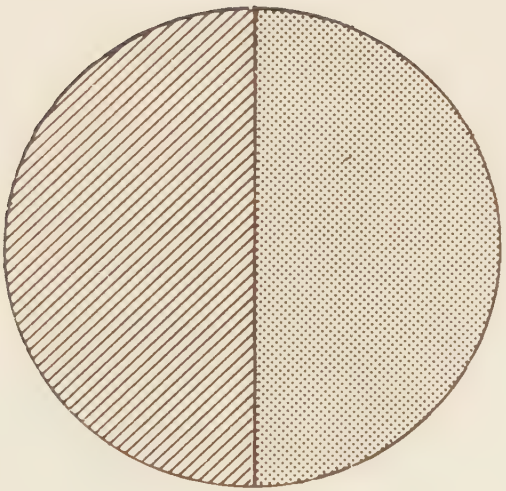


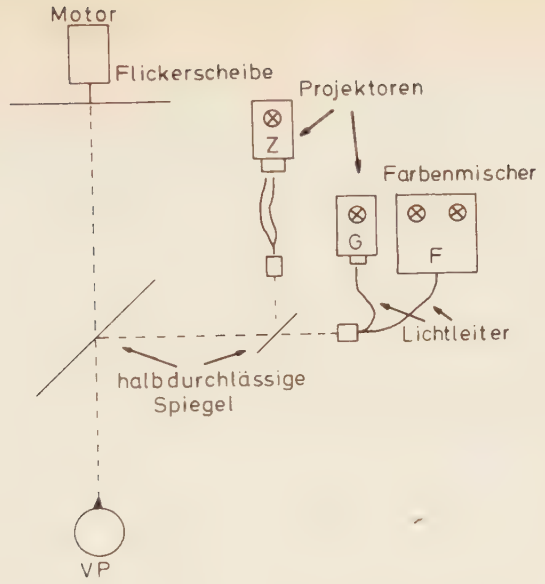
Abb.19: Meßfeld eines Anomaloskops nach Nagel.
Schraffierte Fläche: monochromatisches Gelb;
punktierte Fläche: Mischfarbe aus Rot und Grün

3.2. Versuchsaufbau

Der Versuchsaufbau für diese Versuchsreihe ist in Abb.20a skizziert. In den Strahlengang zwischen der Versuchsperson und der Flimmerscheibe wurde ein halbdurchlässiger Spiegel gebracht, der es gestattete, gleichzeitig die Flimmerscheibe und zwei Farbpunkte zu sehen (Abb.20b). Die beiden Farbpunkte F und G resultierten aus zur Koinzidenz gebrachten Lichtleitern.

Punkt G, der auf der Bahn eines Rot induzierenden Kreissegmentes liegt, wurde von einem Projektor G durch ein gelbes Interferenzfilter (584nm) erzeugt. Punkt F wurde mit einem Teil der Scheibe, der unbunt erschien, zur Deckung gebracht. Die Farbe von Punkt F wurde durch einen Farbenmischer F (Woltmann 1976) erzeugt, in dem durch ein rotes (641nm) und ein grünes (556nm) Interferenzfilter und zwei Graukeile jede Mischfarbe zwischen diesen Ausgangsfarben eingestellt werden konnte.

Die anderen beiden Lichtleiter, deren Abbild mit dem der beiden im vorigen Absatz beschriebenen Lichtleiter zur Deckung gebracht ist, wurden von einem weiteren Projektor Z beleuchtet. Sie waren so justiert, daß sie in jedem Fall gleich hell erschienen.



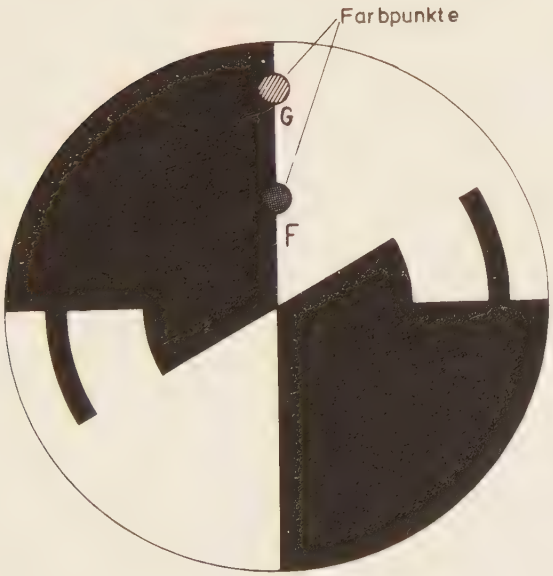


Abb.20: a) Versuchsaufbau für die Farbmischversuche.
VP = Versuchsperson; ----- = optische Achse.
b) Modifizierte Benhamsche Scheibe mit den überlagerten Farbpunkten wie sie die Versuchsperson sieht. Die Punkte F und G werden durch die Projektoren F und G erzeugt

Die verwendete Flimmerscheibe hat ein Hell-Dunkel-Muster, wie in Abb.20b dargestellt ist. Die äußeren Teile der Scheibe zeigen ein ein gewöhnliches rot induzierendes Muster, während die inneren Teile das gleiche Tastverhältnis wie Programm II haben. Diese Teile erscheinen auch unbunt, reflektieren aber genausowenig Quanten wie der Farbring.

3.3. Meßprozedur

Bei den ersten Versuchen blieb der Projektor Z ausgeschaltet, so daß der Farbpunkt G (Abb.20b) rein gelb erschien. Die Versuchsperson verstellte nun die Farbe von Punkt F so lange, bis die beiden Farbpunkte gleich im Farbeindruck und der Helligkeit aussahen, indem sie die Intensität des roten und des grünen Lichtes variierte. Dieser Abgleich erfolgte sowohl bei stehender als auch bei rotierender Scheibe. Bei stehender Scheibe waren die Farbpunkte auf den schwarzen Teilen der Scheibe zu sehen.

Bei einem weiteren Versuch wurde der Projektor Z dazu eingeschaltet und überlagerte die beiden Lichtpunkte noch mit einem roten Licht. Es wurde anschließend sowohl bei stehender als auch bei rotierender Scheibe abgeglichen.

Alle Einstellungen wurden von zwei Versuchspersonen durchgeführt, die normal farbensehend und mit dem Farbenmischer aus vorausgegangenen Versuchen im Rahmen einer anderen Arbeit (Woltmann 1976) schon vertraut waren. Jede Einstellung wurde fünfzehnmal wiederholt.

3.4. Ergebnisse mit Diskussion

Die Ergebnisse der Farbmisch-Versuchsreihe sind in Abb.21 zusammengefaßt. Aus den Einstellungen der Graukeile für den Rot- und Grün-Anteil wurde jeweils ein Quotient gebildet. Der Mittelwert der Quotienten bei der stehenden Scheibe wurde gleich 1 gesetzt und alle anderen Ergebnisse darauf bezogen. Während ein Wert, dessen Betrag größer als 1 ist, aussagt, daß die Versuchsperson mehr Grün als im Mittel zugegeben hat, ergibt sich ein Wert kleiner als 1, wenn der dazugegebene Rot-Anteil überwiegt.

Die Ergebnisse in Abb.21 zeigen deutlich, daß die Versuchspersonen zur Nachmischung des gelben Farbpunktes, der am Ort des Rot-Programmes gesehen wurde, dem Vergleichspunkt viel mehr Rot beimischten als bei angehaltener Scheibe. Daraus ergibt sich der Schluß, daß sich die durch die rotierende Scheibe verursachte Musterinduzierte Flimmerfarbe ähnlich zu einer anderen Farbe mischt wie eine normale Farbe.

Bei den Versuchen blieb die Klärung der Frage offen, ob die Farbmischung den Grassmannschen Gesetzen entspricht oder nicht, d.h., daß eine Zumischung gleicher Teile einer weiteren Farbe nicht die Übereinstimmung von zwei metameren Farben stört. Zur Beantwortung dieser Frage wurde der Projektor Z verwendet, der den

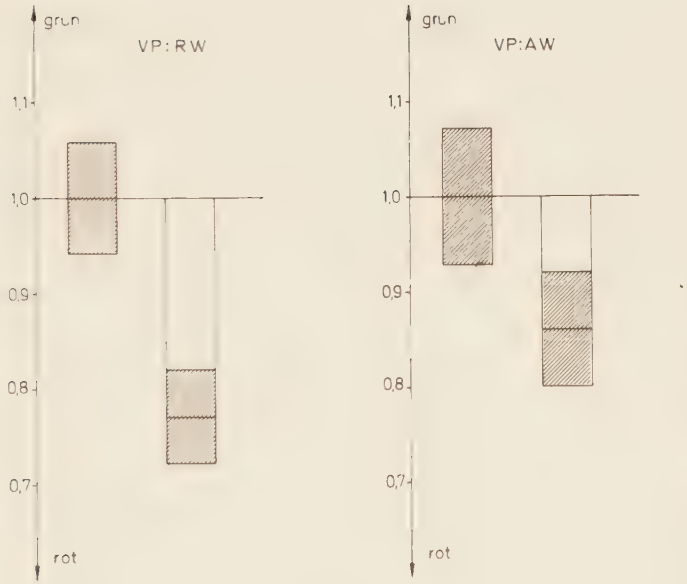


Abb.21: Ergebnisse der Farbmischversuche mit Standardabweichungen (schraffiert) für zwei Versuchspersonen. Die Quotienten der Einstellungen bei stehender (links) und rotierender (rechts) Scheibe wurden auf den Mittelwert der Quotienten bei stehender Scheibe bezogen

beiden Vergleichspunkten eine gleiche Menge Licht einer wählbaren Farbe beimischen konnte.

Da die Nachmischung der Farben sehr schwierig wurde und auch das bloße Nachmischen von normalen Farbreizen nicht den Grassmannschen Gesetzen entsprechend durchzuführen war, wurden diese Versuche abgebrochen, um einem in der Zwischenzeit gereiften neuen theoretischen Modell über die Entstehung von Musterinduzierten Flimmerfarben volle Aufmerksamkeit widmen zu können.

4. Modellvorstellung

4.1. Theorie des Modells

Abb.22 zeigt das Blockschaltbild des neuen Modells. Es wird angenommen, daß der optische Reiz linear in physiologische Größen umgewandelt wird und dann in einem ersten Glied mit der Übertragungsfunktion F_1 gefiltert wird. Zwischen den Kanälen sei ein Zwischenglied mit der Übertragungsfunktion F_2. Eine Verrechnungseinheit V verarbeitet den empfangenen Reiz in Zusammenhang mit den Reizen der benachbarten Empfänger. Von den Verrechnungseinheiten geht die Erregung über ein weiteres Verarbeitungsglied mit der Übertragungsfunktion F_3 auf weiterführende Kanäle.

In diesem Modell ist noch keine Reduktion von Übertragungskanälen implementiert, aber die Möglichkeiten der Verrechnung lassen dennoch Effekte der Musterinduzierten Flimmerfarben simulieren.

Die Übertragungsfunktionen der einzelnen Glieder des Blockschaltbildes werden gleich denen von Both (1977) beschriebenen angenommen, d.h., daß F_1 und F_2 Tiefpässe erster Ordnung mit unterschiedlichen Eckfrequenzen darstellen und F_3 ein Integrationsglied sei. Für die Verrechnungseinheit V wird ein Multiplikationsglied zugrunde gelegt, wofür verschiedene Argumente sprechen (v.Campenhausen und Woltmann in Vorbereitung).

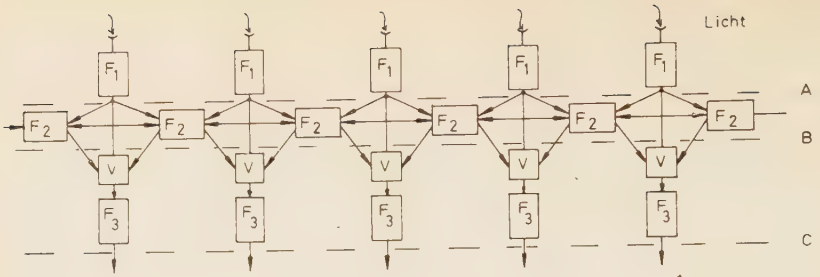


Abb.22: Blockschaltbild für einen zwei-dimensionalen Ausschnitt aus der Retina.
F_1, F_2, F_3 = Übertragungsglieder;
V' = Verrechnungseinheit;
A, B, C = Ebenen der Betrachtung im Text

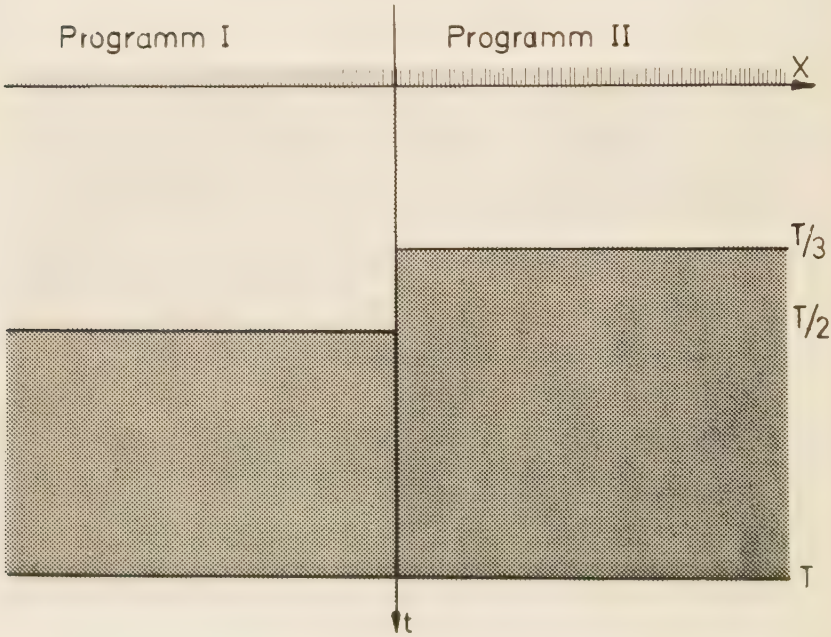


Abb.23: Zeitliche und örtliche Erregungsverteilung an der Grenzlinie zwischen Programm I und Programm II bei einer blau erscheinenden Muster-induzierten Flimmerfarbe in der Ebene A. Helle Flächen: Erregung EIN; dunkle Flächen: Erregung AUS

Wie aus Abb.22 ersichtlich ist, handelt es sich bei den gezeichneten Elementen nur um einen kleinen Ausschnitt der Retina. Es wird davon ausgegangen, daß sich dieses Netzwerk nach rechts und links beliebig weit fortsetzt und daß senkrecht zur Zeichenebene das Netzwerk in der gleichen Art vermascht ist. Bei den folgenden Überlegungen wird jedoch nur ein zweidimensionales Netzwerk betrachtet, bei dem die Glieder vor und hinter der Zeichenebene unberücksichtigt bleiben.

In Abb.23 ist der Erregungszustand in der Ebene A (Abb.22) bei Erregung durch Musterinduzierte Flimmerfarben dargestellt. Auf der horizontalen X-Achse ist eine Vielzahl von Rezeptoren aufgetragen, deren räumlichen Abstand von der Zeitachse die Variable X darstellt. Die Zeitachse wurde zwischen die Rezeptoren gelegt, die mit Programm II einer blau erscheinenden Musterinduzierten Flimmerfarbe gereizt werden und denen, die mit Programm I erregt werden.

Vertikal unter den Rezeptoren in Richtung der Zeitachse sieht man den Erregungsverlauf des jeweiligen Rezeptors während einer Flimmerperiode. Die Erregung ist hoch (hell), wenn der Rezeptor die weißen Teile der Scheibe sieht und niedrig (dunkel) bei den schwarzen Teilen.

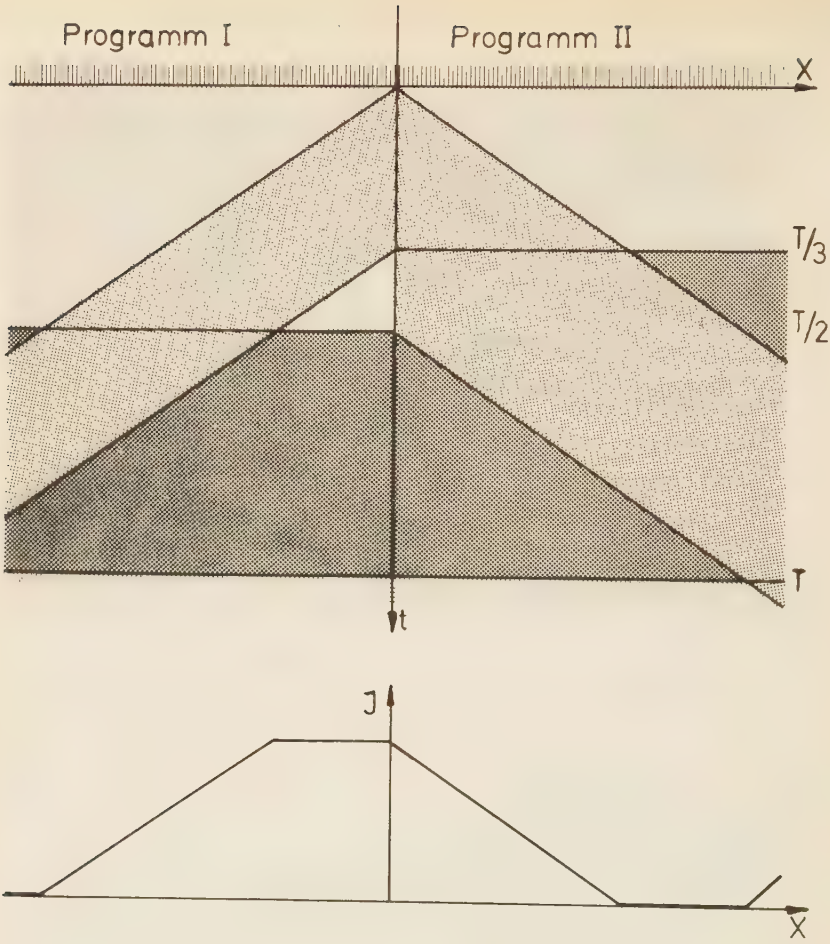


Abb.24: a) Zeitliche und örtliche Erregungsverteilung in der Ebene B bei einer blau erscheinenden Musterinduzierten Flimmerfarbe.
b) Örtliche Verteilung der Erregung in der Ebene C

Für die Erklärung der Vorgänge in der B-Ebene (Abb.22) sei als Beispiel der erste Rezeptor links der Trennungslinie genommen (X_{-1}). Zum leichteren Verständnis sei unterstellt, daß F_2 ein proportionales Übertragungsglied ist. Da die Übertragungsgeschwindigkeit nicht unendlich groß sein kann, kommt die Erregung des Rezeptors X_{-1} zu den Verrechnungseinheiten mit einer Zeitverzögerung, die um so größer ist, je weiter die Verrechnungseinheit räumlich vom Rezeptor X_{-1} entfernt liegt. Die Signalveränderung und die Dämpfung sind hier im Moment nicht berücksichtigt; daher läuft die Erregung in Abb.24a unverändert vom Ausgangsort in die peripheren Bereiche.

Führt man die gleichen Überlegungen für den Rezeptor rechts der Trennungslinie (X_1) durch, so kommt man zu einer Erregungsverteilung in der B-Ebene, wie sie in Abb.24a gezeigt ist.

Als nächstes ist die Erregung in der Ebene C (Abb.22) von Interesse. Nachdem in der Verrechnungseinheit die Signale der Rezeptoren mit den horizontalen Signalen zu jedem Zeitpunkt multipliziert wurden, werden diese Produkte über eine Periode integriert. Die Multiplikation sei für die vereinfachte Skizze eine Multiplikation der Boolschen Algebra. Die Gesetze lauten hierbei:

$$1 \times 1 = 1 \quad (7)$$

$$1 \times 0 = 0 \quad (8)$$

$$0 \times 1 = 0 \quad (9)$$

$$0 \times 0 = 0 \quad (10)$$

Das Ergebnis der anschließenden Integration ist aus Abb.24b zu ersehen. Für die Verrechnungseinheiten X_{-1} und X_1 gilt für die gesamte Zeit T/3 - Einschaltdauer des Programmes II -, daß auf beiden Eingängen eine Erregung vorhanden ist, so daß der Wert des Integrals nach einer Periode 1/3 beträgt. Für aufsteigende X-Werte wird die Zeit, in der beide Signale gleichzeitig anliegen, immer kürzer und zwar so lange, bis sich die Signale nicht mehr überlagern, wobei dann der Wert des Integrals auf Null abgesunken ist.

Für die negativen X-Werte ergibt sich ein anderer Kurvenverlauf. Da das Programm I länger hell ist, bleibt der Integralwert bis zu einem Grenzwert maximal, nach dessen Erreichen er daraufhin auch sinkt.

Auffallend ist der Anstieg der Integrationskurve am rechten Rand. Dieser Anstieg resultiert aus den im Beispiel angenommenen Parametern: der Periodendauer, der Leitungsgeschwindigkeit und der Anzahl der Rezeptoren. Unter diesen Voraussetzungen treffen die horizontalen Signale erst bei Beginn einer neuen Flimmerperiode auf die Verrechnungseinheiten. Somit tragen Erregungen

der vorangegangenen Periode zu einem Integrationswert bei. In der Realität wird dieser Effekt kaum vorkommen, da das Signal auf dem Weg durch die Übertragungsglieder so stark gedämpft wird, daß die Erregung in dieser weiten Entfernung vom Ursprung nicht mehr registriert werden kann.

In Abb.25 und Abb.26 ist dieselbe Modellvorstellung auch für ein grün und ein rot induzierendes Programm demonstriert.

Die Kurven stellen Beispiele für je einen Rezeptor in jeder Richtung dar. Die Überlagerung aller Rezeptoren, die aufgrund der linearen Übertragungsfunktionen erlaubt ist, ergibt jedoch ein ähnliches Bild.

Für die weiteren Betrachtungen muß man nun in tiefere Ebenen des Sehens vorstoßen, die in Abb.22 nicht berücksichtigt sind. In diesen Ebenen findet die Reduktion der Kanäle (Konvergenz) statt, wobei die Erregung der einzelnen Kanäle aus ganzen Rezeptiven Feldern resultiert. Enroth-Cugel (Enroth-Cugel und Robson 1966) hat die örtlichen Empfindlichkeitskurven des Umfeldes und des Zentrums der Rezeptiven Felder als Normalverteilungen mit unterschiedlichen Standardabweichungen beschrieben. Abb.27 zeigt diese Empfindlichkeitsgrade an verschiedenen Orten des Rezeptiven Feldes. Umfeld und Zentrum eines Rezeptiven Feldes sind für konträre Farben empfindlich.

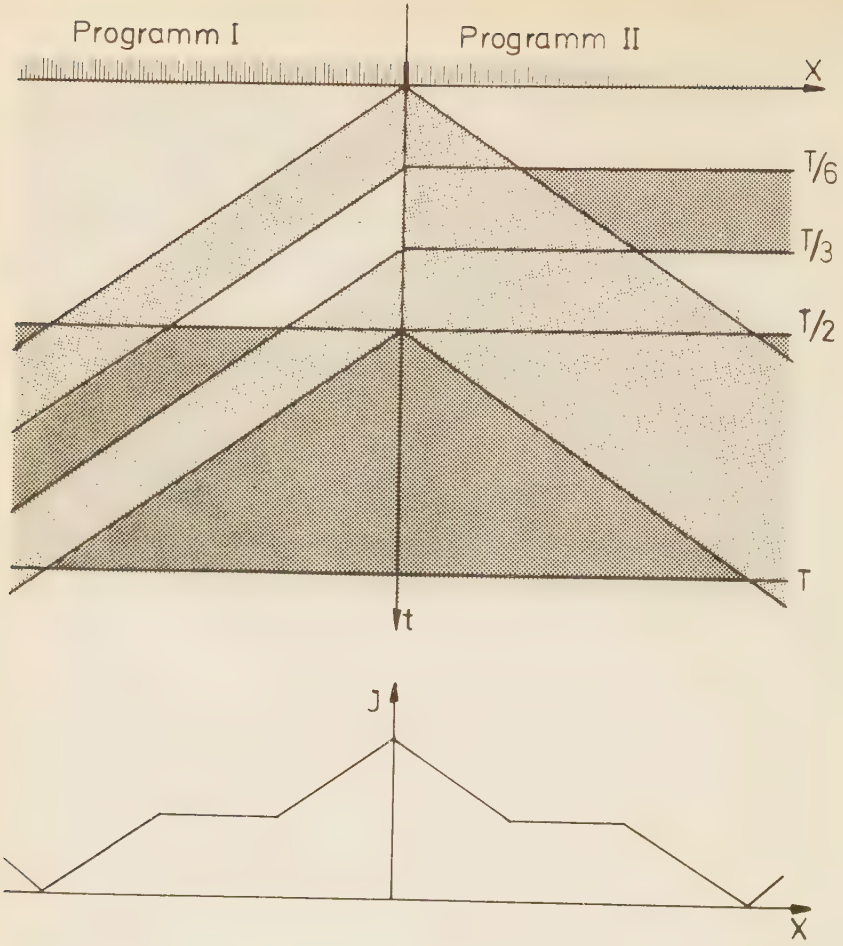


Abb.25: a) Zeitliche und örtliche Erregungsverteilung in der Ebene B bei einer grün erscheinenden Musterinduzierten Flimmerfarbe.
b) Örtliche Verteilung der Erregung in der Ebene C

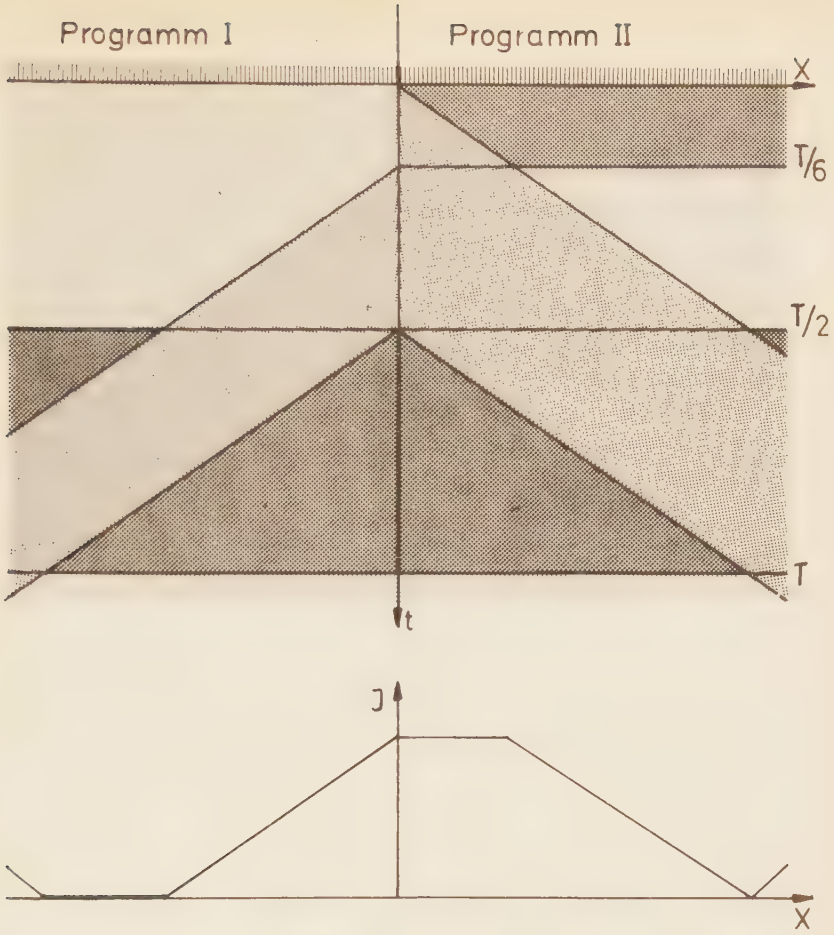


Abb.26: a) Zeitliche und örtliche Erregungsverteilung in der Ebene B bei einer rot erscheinenden Musterinduzierten Flimmerfarbe.
b) Örtliche Verteilung der Erregung in der Ebene C

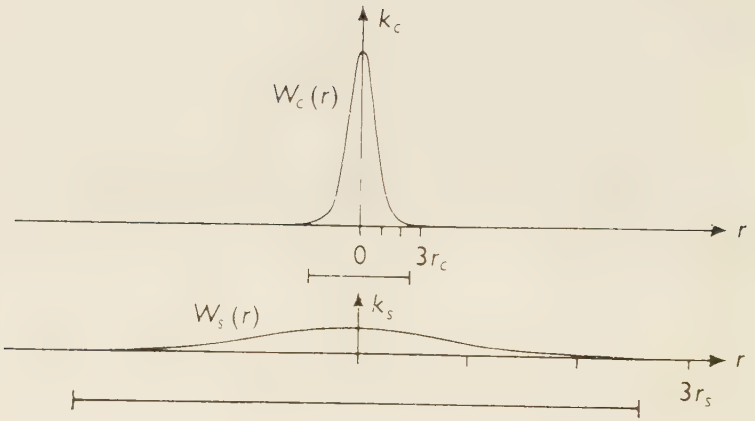


Abb.27: Empfindlichkeitsverteilung über dem Ort bei einem Rezeptiven Feld für das Zentrum W_c und das Umfeld W_s.

(Enroth-Cugel und Robson 1966)

Unter der Annahme, daß sich an jeder Stelle X (Abb.28) das Zentrum eines Rezeptiven Feldes befindet, kann man für dieses Feld die Erregung des Zentrums und des Umfeldes errechnen. Die mathematische Operation dieser Berechnung ist die Faltung. Charakteristisch für die Faltung ist, daß die Glättung von vorgegebenen Kurven um so größer ist, je breiter die Koppelfunktion im Ortsbereich ist. Eine mögliche Erregungsverteilung für Umfelder und Zentren ist in Abb.28 dargestellt. Dabei ist offensichtlich, daß bei den Rezeptiven Feldern, die in der Nähe der Trennungslinie zwischen Programm I und Programm II liegen, die Erregung der Zentren überwiegt, während bei den weiter entfernt liegenden Rezeptiven Feldern die Umfelder dominieren. Verschiedene Farben bewirken eine unterschiedliche Reaktion auf Ganglion-Zellen (Hubel und Wiesel 1960), da die Reaktion des Umfeldes und des Zentrums auf jede Farbe verschieden stark ist. Eine Verschiebung des Zustandes der Erregung zwischen Umfeld und Zentrum eines Rezeptiven Feldes resultiert normalerweise aus einer Änderung des erregenden Farbreizes. Wird nun der Zustand der Erregungen von Umfeld und Zentrum durch das räumliche und zeitliche Erregungsmuster der Musterinduzierten Flimmerfarben verschoben, so kann eine weiterverarbeitende Schaltstelle im Gehirn diese Reaktion nicht von einer normalen Farbe unterscheiden.

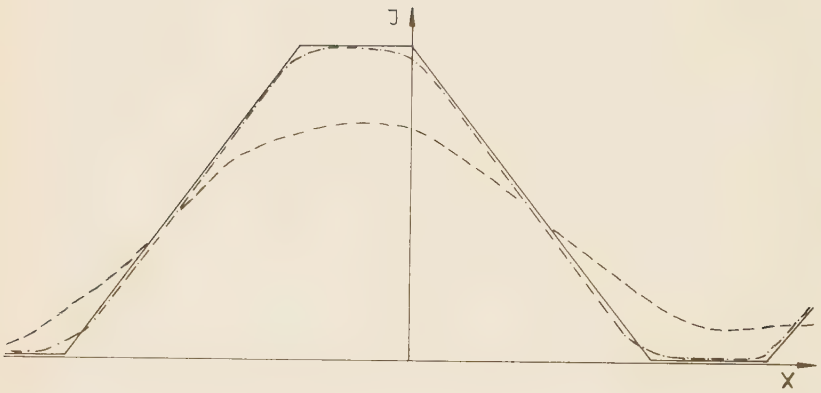


Abb.28: Erregungsverteilung bei einer blau induzierenden Musterinduzierten Flimmerfarbe und Ergebnis der Faltung dieser Kurve mit den Empfindlichkeitskurven des Zentrums (-·-·-) und des Umfeldes (-----) eines Rezeptiven Feldes

4.2. Simulation des Modells

Mit einer elektronischen Rechenanlage konnten die Modellvorstellungen exakt durchgerechnet werden.

Zuerst wurden die Programme I und II durch Fourier-Zerlegung in sinusförmige Komponenten zerlegt:

Programm I:

$$x(t) = \begin{cases} 1 & 0 < x <= T/2 \\ 0 & T/2 < x <= T \end{cases} \qquad (11)$$

$$x(t) = \sum_{\nu=1,3}^{\infty} \frac{2 \cdot \sin \nu\omega t}{\nu\pi} \qquad (12)$$

Programm II (Blau):

$$x(t) = \begin{cases} 1 & 0 < x <= T/3 \\ 0 & T/3 < x <= T \end{cases} \qquad (13)$$

$$x(t) = \sum_{\nu=1}^{\infty} \frac{2 \cdot \sin(\nu\omega/3) \cdot \cos(\nu\omega t - \nu\pi/3)}{\nu\pi} \qquad (14)$$

Programm II (Grün):

$$x(t) = \begin{cases} 1 & 0 < x <= T/6 \\ 0 & T/6 < x <= T/3 \\ 1 & T/3 < x <= T/2 \\ 0 & T/2 < x <= T \end{cases} \qquad (15)$$

$$x(t) = \sum_{\nu=1}^{\infty} \frac{2 \cdot \sin(\nu\pi/6) \cdot \{\cos\nu(\omega t - \pi/6) + \cos\nu(\omega t - 5\pi/6)\}}{\nu\pi} \qquad (16)$$

Programm II (Rot):

$$x(t) = \begin{cases} 0 & 0 < x <= T/6 \\ 1 & T/6 < x <= T/2 \\ 0 & T/2 < x <= T \end{cases} \qquad (17)$$

$$x(t) = \sum_{\nu=1}^{\infty} \frac{2 \cdot \sin(\nu\pi/3) \cdot \cos\nu(\omega t - 2\pi/3)}{\nu\pi} \qquad (18)$$

Im Programm durchlief ν Werte von 1 bis 128, was zu einer sehr guten Annäherung an die ursprüngliche Funktion führte. Die Ausgangsfunktionen (Programm I und II) wurden mit einer Auflösung von 128 Punkten pro Periode auf einer Plattendatei abgespeichert.

Für die Filterung mußten einige Parameter vorgegeben werden, deren genaue Werte bisher nicht bekannt sind.

Diese Parameter sind die Eckfrequenzen der Tiefpässe, die Dämpfung durch die Tiefpässe und die Standardabweichungen für die Koppelfunktionen.

Während für die senkrechten Tiefpässe F_1 (Abb.21) als Eckfrequenz 30 Hz angenommen wurde, wurden für die waagrechten Tiefpässe F_2 20 Hz zugrunde gelegt. Diese Eckfrequenzen hatte auch Both (1977) angenommen. Die Anwendung seiner Modellvorstellung auf seine Meßwerte rechtfertigte diese Annahmen. Die Dämpfung und die Standardabweichungen wurden willkürlich festgelegt, wobei die Standardabweichung für das Umfeld sechsmal so groß gewählt wurde wie die Standardabweichung des Zentrums.

Die Ausgangsfunktionen wurden zuerst mit 30 Hz gefiltert, anschließend sechzigmal mit 20 Hz. Jedes Zwischenergebnis wurde auf der Plattendatei konserviert.

Im Anschluß daran wurde die mit 30 Hz gefilterte Ausgangsfunktion mit einer mehrfach gefilterten Funktion an 128 Zeitpunkten multipliziert. Diese Prozedur wurde für 30 verschieden gefilterte Funktionen durchgeführt und die Ergebnisse zu jedem Zeitpunkt aufsummiert.

Die Ergebnisse dieser Verrechnung sind für einen Parametersatz in den Abb.29 - Abb.31 für verschiedene Programme II zu sehen. Horizontal ist die Zeit aufge-

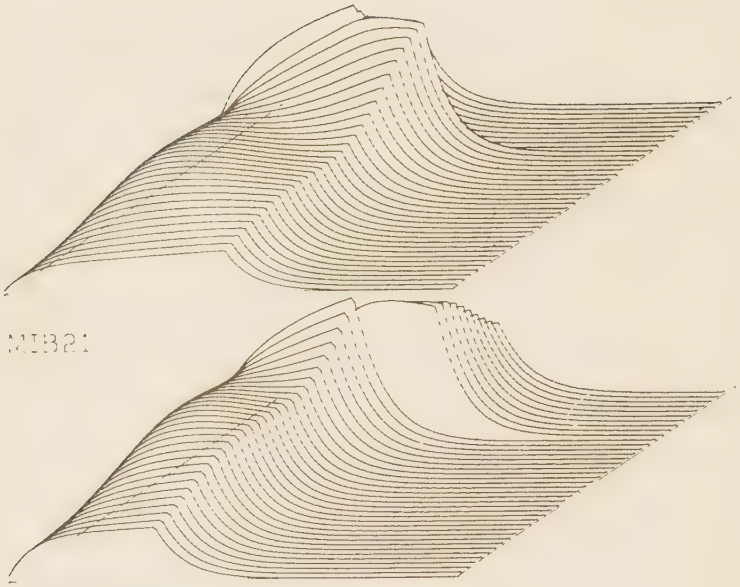


Abb.29: Räumliche und zeitliche Erregungsverteilung in der Retina bei einer blau erscheinenden Muster-induzierten Flimmerfarbe bei 4 Hz

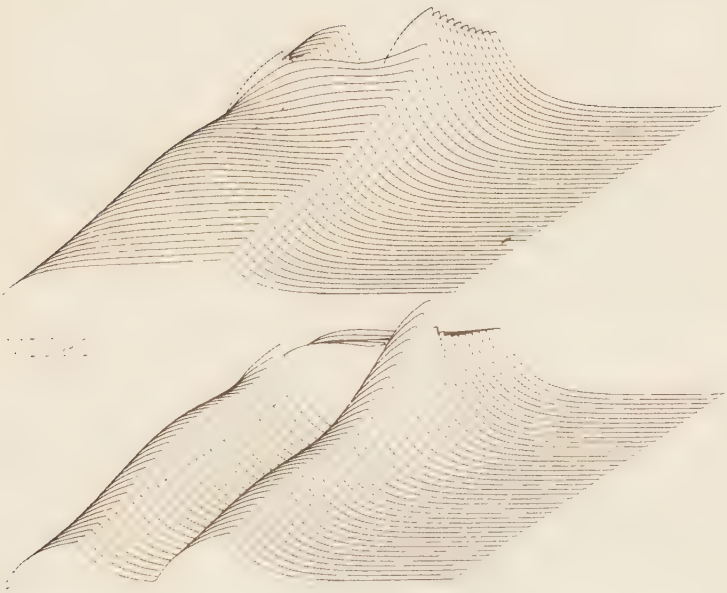


Abb.30: Räumliche und zeitliche Erregungsverteilung in der Retina bei einer grün erscheinenden Muster-induzierten Flimmerfarbe bei 4 Hz

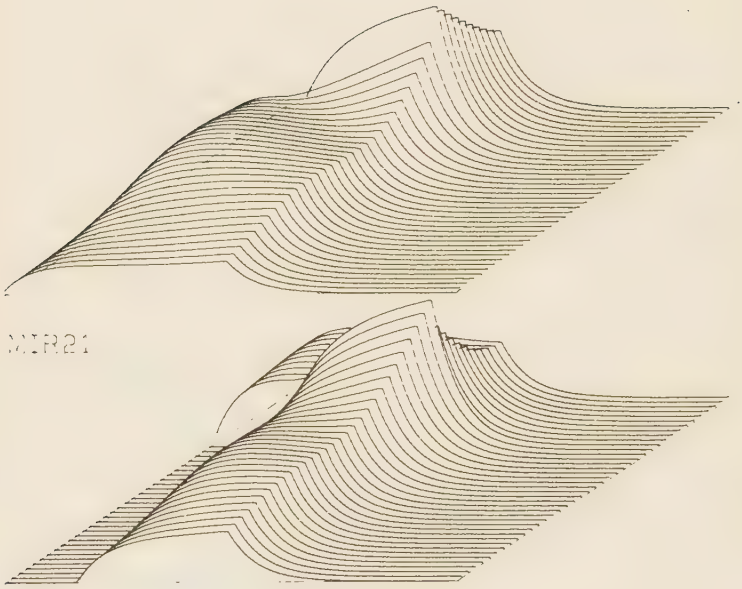


Abb.31: Räumliche und zeitliche Erregungsverteilung in der Retina bei einer rot erscheinenden Muster-induzierten Flimmerfarbe bei 4 Hz

tragen, in der Z-Richtung der Ort. Dabei ist jeweils der Erregungsverlauf an 40 Orten zu sehen, wobei im oberen Teil des Bildes immer aus der Richtung des Programmes I, im unteren Teil aus der Richtung des Programmes II auf die Grenzlinie gesehen wird. Insgesamt erstreckt sich die Berechnung sowie die Darstellung auf 60 Orte. Der Übersichtlichkeit halber wurde in den Zeichnungen auf die letzten 20 Erregungsverläufe verzichtet.

Im folgenden wurden die Erregungsverläufe an jedem Ort über eine Periode integriert und über dem Ort aufgetragen (Abb.32). Hierbei sind die Integrationskurven für alle drei Farbmuster in einem Bild gezeigt.

An dieser Stelle konnte erstmals eine Übereinstimmung des Modells mit den praktischen Experimenten in der Form gesehen werden, daß die Erregungsverteilungen für die Blau- und Grün-Programme weiter zum Programm I hinreichen als das Rot-Programm (Abb.32). Diesen Befund zeigten auch Versuche mit den aus Metall gefrästen Scheiben, bei denen eine exakt gleiche Ringbreite für die einzelnen Farbprogramme vorlag. Bei den Versuchen erschien allen Versuchspersonen der Blau-Ring am breitesten, der Rot-Ring dagegen am schmalsten.

Die Kurven in den Abb.33 - Abb.35 stellen die gleichen Integrationskurven bei verschiedenen Frequenzen dar. Die übrigen Parameter blieben unverändert.

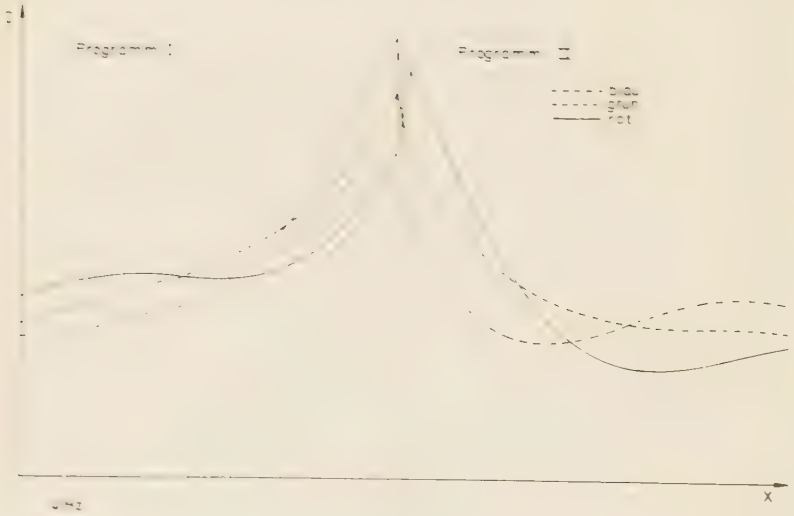


Abb.31: Räumliche Erregungsverteilung in der Retina bei verschiedenen Musterinduzierten Flimmerfarben

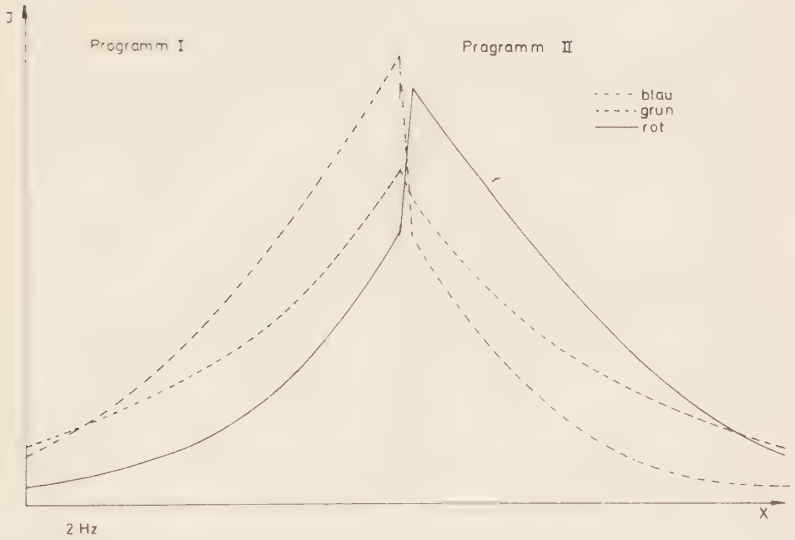


Abb.33: Räumliche Erregungsverteilung in der Retina bei verschiedenen Musterinduzierten Flimmerfarben

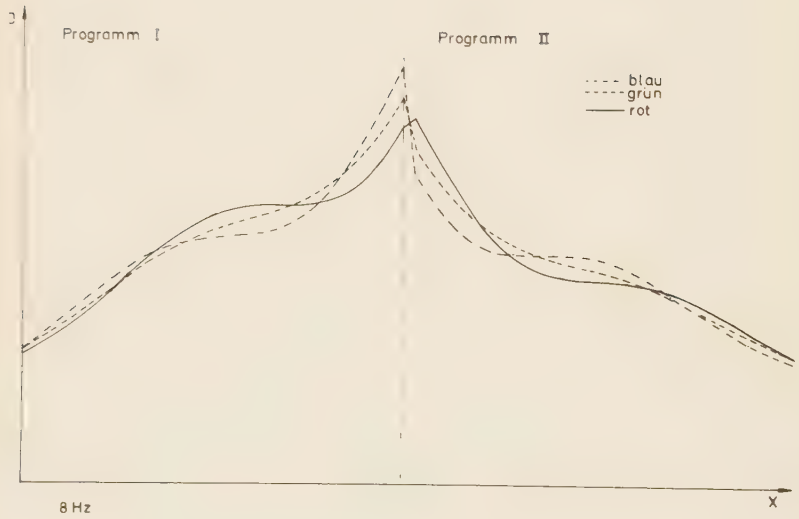


Abb.34: Räumliche Erregungsverteilung in der Retina bei verschiedenen Musterinduzierten Flimmerfarben

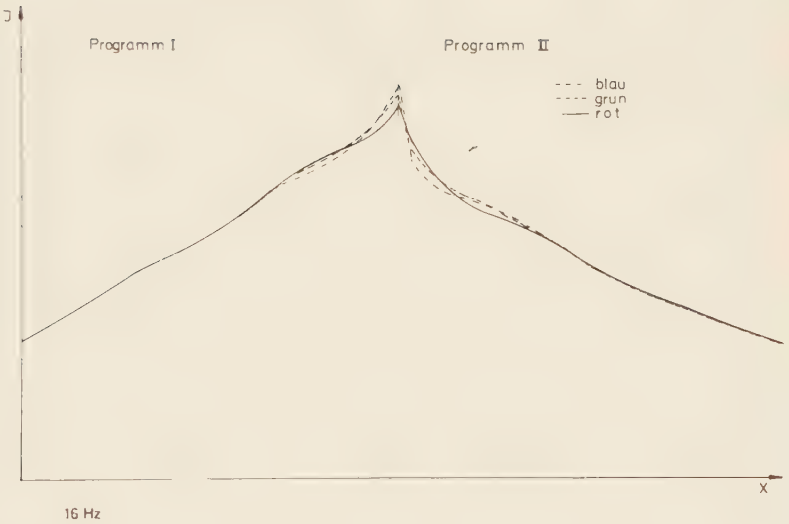


Abb.35: Räumliche Erregungsverteilung in der Petina bei verschiedenen Musterinduzierten Flimmerfarben

Der letzte Teil der Simulation - die Faltung der Integrationskurven mit den örtlichen Empfindlichkeitskurven der Rezeptiven Felder (Abb.27) - ist hier nur an einem Beispiel gezeigt (Abb.36). Die Differenz zwischen den Erregungen des Zentrums und des Umfeldes ist nur in der Nähe der Trennungslinie zwischen Programm I und Programm II signifikant groß, so daß andersfarbige Farbränder, die nach den theoretischen Kurvenverläufen des letzten Kapitels entstehen müßten, nicht in Erscheinung treten.

Abb.36: Erregungsverteilung bei einer blau induzierenden Musterinduzierten Flimmerfarbe und Ergebnis der Faltung dieser Kurve mit den Empfindlichkeitskurven des Zentrums und des Umfeldes eines Rezeptiven Feldes

5. Zusammenfassung

Die Erregungsverarbeitung in der Retina wurde unter den verschiedensten Aspekten untersucht, wobei als besondere Reizsituation die in der Natur nicht vorkommenden Musterinduzierten Flimmerfarben verwendet wurden.

Auf zwei Versuchsreihen wurde hier näher eingegangen, da sie Erkenntnisse brachten, die zu einer neuen Theorie über die Entstehung der Musterinduzierten Flimmerfarben führten.

Als primäres Ergebnis der ersten Versuchsreihe ergab sich eine Schwellenkurve für die Erkennung von Farbreizen bei speziellen Randbedingungen wie Adaptationsniveau und Flimmerdarbietung, während sich sekundär daraus ein Schluß über die Verschaltung verschiedener Rezeptortypen in der Retina ziehen ließ.

Die zweite Versuchsreihe zeigte, daß sich Musterinduzierte Flimmerfarben ähnlich wie normale Farben zu anderen Farben mischen lassen. Der Beweis, ob sie sich den Grassmannschen Gesetzen entsprechend mischen und damit normalen Farben in ihrem Verhalten gleichzusetzen sind, steht noch aus.

Aufbauend auf diese Ergebnisse und auf vorangegangene Arbeiten über Musterinduzierte Flimmerfarben entstand ein kybernetisches Modell, das bei einer Simulation

mit einer Rechenanlage theoretische Resultate brachte, die mit den in der Praxis entstehenden Effekten übereinstimmen. Das Modell führt bei Anregung durch ein den Musterinduzierten Flimmerfarben entsprechendes Reizmuster zu einer Erregungsverteilung in der Retina, die aufgrund der Theorie der Rezeptiven Felder zu einem Farbeindruck führen muß.

Both, R. (1977) Detektion kurzer Zeitunterschiede mittels musterinduzierter Flickerfarben. Diss. Mainz

Both, R. und Campenhausen, C. von (1977) Short time delays change pattern induced flicker colors (PIFCs) Vis. Res. 17, 657-660

Bronstein, J. N. und Semendjajew, K. A. (1968) Taschenbuch der Mathematik. Zürich und Frankfurt

Campenhausen, C. von (1968a) Über den Ursprungsort von musterinduzierten Flickerfarben im visuellen System des Menschen. Z. vergl. Physiol. 61, 355-360

Campenhausen, C. von (1968b) Über die Farben der Benhamschen Scheibe. Z. vergl. Physiol. 60, 351-374

Campenhausen, C. von (1969) The colors of Benham's top under metameric illuminations. Vis. Res. 9, 677-682

Campenhausen, C. von (1970) Musterinduzierte Flickerfarben. Untersuchungen zur Psychophysik des Farbensehens. Verhandlungsbericht der Deutschen Zoologischen Gesellschaft, 64. Tagung, 227-234

Campenhausen, C. von (1972) Kurze Zeiten in der Netzhaut registrierbar. Die Naturwissenschaften 59, 367-368

Campenhausen, C. von (1973) Detection of short time delays between photic stimuli by means of pattern induced flicker colors (PIFCs). Vis. Res. 13, 2261-2272

Campenhausen, C. von und Woltmann, A. (in Vorbereitung)

Davson, H. (1962) The Eye. Volume 2 The Visual Process. New York und London, 380

Dowling, J. E. und Werblin, F. S. (1969) Organization of the retina of the mudpuppy. Necturus maculosus. I. Synaptic structur. J. Neurophysiology 32, 315-338

Enroth-Cugel, C. und Robson, J. G. (1966) The contrast sensitivity of retinal ganglion cells of the cat. J. Physiology 187, 517-552

Estévez, O. und Spekreijse, H. (1973) A spectral compensation method for determining the flicker characteristics of the human colour mechanisms. Vis. Res. 14, 823-830

Fechner, G. T. (1838) Über eine Scheibe zur Erzeugung subjektiver Farben. Ann. Physik und Chemie 45, 227-332

Festinger, L. und Allyn, M. R. und White, C. W. (1971) The perception of color with achromatic stimulation. Vis. Res. 11, 591-612

Gouras, P. (1970) Trichromatic mechamisms in single cortical neurons. Science 168, 489-492

Green, D. G. (1969) Sinusodial flicker characteristics of the color-sensitive mechanisms of the eye. Vis. Res. 9, 591-601

Grind, W. A. van de (1973) Temporal transfer properties of the afferent visual system. In: Handbook of sensory physiology, Volume VII/3. Berlin, Heidelberg, New York

Hassenstein, B. (1968) Modellrechnung zur Datenverarbeitung beim Farbensehen des Menschen. Kybernetik, 4. Band, 6. Heft, 209-223

Hubel, D. H. und Wiesel, T. N. (1960) Receptive fields of optic nerve fibres in the spider monkey. J. Physiology 154, 572-580

Kelly, D. H. (1972) Flicker. In: Handbook of sensory physiology, Volume VII/4. Berlin, Heidelberg, New York

Polizotto, L. und Peura, R. A. (1975) A mathematical approach to explain subjective color perception. Vis. Res. 15, 613-616

Roelofs, C. O. und Zeeman, W. P. C. (1957) Benham's Top and the color phenomena resulting from interaction with intermittend light stimuli. Acta Psychol. (Amst.), 13, 334-356

Schober, H. und Munker, H. (1967) Untersuchungen zu den Übertragungseigenschaften des Gesichtssinns für die Farbinformation. Vis. Res. 7, 1015-1026

Sheppard, J. J. (1966) Temporal factors in subjective color. Memorandum RM-4770-ARPA, Rand Corporation

Woltmann, A. (1976) Musterinduzierte Flickerfarben, Änderung der spektralen Empfindlichkeit durch laterale Interaktion. Diss. Mainz

Lebenslauf

Personalien

Name	Kindermann, Walter-Christian
Adresse	Saarstraße 21, Inter II G12
	6500 Mainz
geboren	am 27.November 1951 in Würzburg
Familienstand	ledig
Eltern	Dr. Hans-Gerhard Kindermann
	Mareile Kindermann, geb. Rustler

Ausbildungsgang

ab Sept. 1956	Volksschule in Ochsenfurt
ab Sept. 1960	Gymnasium in Marktbreit
ab Nov. 1965	Gymnasium in Hohenschwangau
ab Sept. 1967	Gymnasium in Marktbreit
21.6.1970	Abitur
ab Juli 1970	Grundwehrdienst
ab Nov. 1971	Studium der Elektrotechnik an der
	TH Darmstadt
Dez. 1976	Beginn der vorliegenden Doktorarbeit
	am Zoologischen Institut, Abteilung
	Biophysik, der Universität Mainz